Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm.

Mit 7 Figuren im Text.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Alexanders-Universität Erlangen

vorgelegt von

Hermann Lüders
aus Halle a. S.

ACADEMIA LIBRARY BERLIN

Tag der mündlichen Prüfung: 25. Juli 1906.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1907.

152

Sonderabdruck aus »Englers Botanischen Jahrbüchern« Bd. XXXX,
Beiblatt 91.

Meinen Eltern

in Verehrung und Dankbarkeit

gewidmet

Einleitung.

Bei denjenigen Caryophyllaceen-Formenkreisen, welche sich durch einfache Blütenbildungen auszeichnen und deshalb allermeist als phylogenetisch niedrig stehend angesehen werden[1]), finden sich diagrammatische Verhältnisse von großer theoretischer Bedeutung, welche seit längerer Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt haben. Es handelt sich um die *Scleranthoideae*, *Paronychioideae*, *Polycarpoideae* und *Cometoideae*.

In lichtvollen Ausführungen hat Eichler[2]) die Ableitung der Diagramme und damit der Blütenbildungen der Illecebraceen von denjenigen der höchst entwickelten Caryophyllaceen dargestellt und kommt zum Schluß, »daß sich mit Leichtigkeit eine sehr kontinuierliche Stufenleiter zwischen vollständigem Fehlen und vollständiger typischer Ausbildung (der verschiedenen Diagrammkonstituenten) zusammenstellen läßt«.

Einen anderen Standpunkt bezüglich der Caryophyllaceen-Blüten nimmt C. Schumann[3]) ein. Auch dieser Forscher geht auf die Blüten der Caryophyllaceen ein. Er behauptet aber im Gegensatz zu Eichler, daß unter diesen eine Mannigfaltigkeit der Blüten herrsche, wie sie ein zweites Mal nicht gefunden werde. Diese Mannigfaltigkeit lasse jeden Versuch, alle diese Blüten genetisch unter einen Hut zu bringen, vollkommen scheitern.

Solche gegensätzlichen Standpunkte machten es wünschenswert, eine neue Bearbeitung der Caryophyllaceen-Formenkreise mit einfachem Blütenbau eintreten zu lassen.

Es erschien dies um so aussichtsreicher, als es sich bei der Bearbeitung der von Pax[4]) als phylogenetisches Zentrum sämtlicher Centrospermen an-

1) Eichler, Blütendiagramme II (1878) p. 105—118.
2) Eichler l. c. p. 105—118.
3) Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890.
4) Pax in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, 2. Abt., p. 68.

gesehenen Phytolaccaceen durch Walter[1]) gezeigt hatte, daß die Untersuchungen über die diagrammatischen Verhältnisse bei diesen Formenkreisen auf relativ niedriger Stufe stehen geblieben waren und daß eine größere Anzahl von für die phylogenetische Systematik wichtigen Eigentümlichkeiten der Centrospermen-Blüten, so die Ausbildung der Ovula und des Pollens, bisher noch nicht in genügender Weise durchgearbeitet worden sind.

Gleichfalls einer eingehenden Untersuchung harren noch die anatomischen Verhältnisse der im Blütenbau einfachen Caryophyllaceen.

Diese Umstände, auf welche mich Herr Professor Dr. Mez hinwies, gaben mir den Anlaß, mich mit der Systematik der Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm zu beschäftigen.

Es war besonders meine Aufgabe, die von Pax[2]) dargestellten Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Phytolaccaceen und Caryophyllaceen zu prüfen.

Mit dieser Untersuchung hing aufs engste die Diskussion der bereits von Engler[3]) aufgeworfenen Frage zusammen, ob die auf niederer Stufe stehenden, d. h. mit einfachem Diagramm versehenen Formen als Reste der Anfangsstufen oder als reduzierte Bildungen anzusehen sind.

Wenn ich gleich von Anfang an die Resultate meiner Untersuchung zusammenstelle, so habe ich gefunden, daß wir im Gegensatz zum Eichlerschen Standpunkt in den Caryophyllaceen mit einfach gebauten Blüten Reduktionsformen der komplizierter ausgestalteten Formenkreise nicht zu sehen haben, daß also die vollständigsten, aus 5 Kreisen bestehenden Diagramme der Familie nicht die ursprünglichen sind, sondern daß die einfacheren den Ausgangspunkt für die phylogenetische Entwicklung der Familie und für das Verständnis ihrer Diagramme bilden.

Damit würden an sich die Betrachtungen über eine nächste Zusammengehörigkeit der Caryophyllaceen mit den Phytolaccaceen eine gewichtige Stütze finden, wenn sich bei meinen Untersuchungen auch noch andere diese Anschauung bestätigende Ergebnisse herausgestellt hätten.

Allerdings ist der Zusammenhang der Caryophyllaceen mit den Phytolaccaceen auf eine von den Paxschen Anschauungen etwas abweichende diagrammatische Basis zu stellen. Pax nimmt die Ableitung der Caryophyllaceen von den Phytolaccaceen in der Weise vor, daß er die bei den höchst entwickelten Formen (*Silenoideae*) vorhandenen 5 Phyllomkreise als typisch ansieht.

Zugleich sieht Pax[4]) die Phytolaccaceen-Blüten im ausgebildetsten Falle

---

1) Walter, Die Diagramme der Phytolaccaceen, in Engl. Bot. Jahrb. XXXVII. Heft 4.

2) Pax l. c. p. 68.

3) Engler, Nat. Pflanzenfam. III. 1a, p. 125.

4) Pax l. c. p. 68.

gleichfalls als aus 5 Kreisen, nämlich 1 Perianth-, 2 Staminal- und 2 Gynöcialkreisen bestehend an.

Nach ihm sind bei den Phytolaccaceen zwei getrennte Blütentypen vorhanden, der eine mit 3 Kreisen, von welchen der 1. Kreis auf die Blütenhülle, der 2. auf das Andröceum, der 3. auf das Gynöceum entfällt. Gleichzeitig begegne in derselben Familie ein zweiter Typus mit 2 Staminalkreisen und 2 Kreisen für das Gynöceum.

Von dem ersten Typus seien die Blüten der Amarantaceen und Chenopodiaceen ohne weiteres abzuleiten, vom zweiten dagegen strahlten die Caryophyllaceen, Portulaccaceen, Aizoaceen und Nyctaginaceen aus.

Die Grundlagen für diese Anschauungen wurden durch Walter erschüttert. Nach diesem ist zunächst die Zugehörigkeit der Gattung *Microtea* zu den Phytolaccaceen zum mindesten äußerst zweifelhaft. Diese Gattung ist die einzige, welche aus 3 Phyllomkreisen bestehende Blüten besitzt. Dem entsprechend scheidet der erste von Pax stipulierte Ableitungsformenkreis, nämlich derjenige mit Blüten, die nur aus 3 Kreisen bestehen, aus dem Verband der Phytolaccaceen aus.

Für die übrigen echten Phytolaccaceen dagegen hat Walter nachgewiesen, daß ihr Gynöceum selbst im Fall reichster Ausbildung nur aus einem einzigen Kreis besteht, so daß dementsprechend die Annahme einer 5 Kreisigkeit der Blüte z. B. von *Phytolacca decandra* L. sich als irrig herausgestellt hat.

Es sind hier, wie überhaupt bei den echten Phytolaccaceen, nur 4 Blütenkreise vorhanden.

Auch bei denjenigen Phytolaccaceen, bei welchen außer den Kelchblättern noch Blumenblätter vorkommen (*Stegnosperma* Benth., *Limeum* L., *Anisomeria* Don) hat Walter nachgewiesen, daß diese Gebilde entweder direkt durch Umwandlung eines Staminalkreises entstehen (*Limeum* L.), oder daß sie sich aus serialer Spaltung des äußeren Staminalkreises, wobei die inneren Spaltungsprodukte fertil, die äußeren als Blumenblätter entwickelt sind, ableiten (*Stegnosperma* Benth., *Anisomeria* Don).

Auch in diesem Fall, welcher scheinbar 5 Blütenkreise zeigt, ist dementsprechend dem Grundplan nach nur eine 4 Kreisigkeit der Blüten vorhanden, und diese Zahl muß als die für die Phytolaccaceen typische angesehen werden.

Nach diesen Untersuchungen ist die gleichmäßige 5 Kreisigkeit der echten Phytolaccaceen-Blüten und der angenommener Weise primitivsten Caryophyllaceen-Blüten, als welche von Eichler und Pax die der *Silenoideae* angesehen werden, nicht vorhanden. Wenn überhaupt ein Anschluß der Caryophyllaceen an die Phytolaccaceen stattfindet, so kann dieser nur bei Formen der Caryophyllaceen gesucht werden, welche im Diagramm einfacher gebaut sind, d. h. nicht 5, sondern 4 Phyllomkreise in der Blüte aufweisen. Es ergibt sich also folgendes Dilemma: entweder ist der 5 kreisige Blütentypus

der *Silenoideae* und *Alsinoideae* der ursprüngliche, oder der 4kreisige Typus, wie er bei den *Paronychioideae* usw. vorkommt. Im ersteren Fall müßten nicht nur die 4kreisigen Caryophyllaceen, sondern auch die Phytolaccaceen usw. von den 5kreisigen Caryophyllaceen abgeleitet werden; sie würden Reduktionsformen darstellen. Eine Abstammung der Caryophyllaceen von den Phytolaccaceen wäre dementsprechend unmöglich; es müßte im Gegenteil der umgekehrte Weg der Entwicklung anzunehmen sein.

Nur dann, wenn man die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm als die ursprünglicheren ansieht, wie dies auch Engler[1]) durch Voranstellung dieser Formenkreise vor die *Silenoideae* tut, ist ein Anschluß der Familie an die *Phytolaccaceae* möglich. Dieser aber ist ein natürlicher. Die Paxschen Argumente dafür werden durch Engler[2]) mit dem gewichtigen Grund unterstützt, daß die Phytolaccaceen wegen ihrer meist freien oder nur wenig vereinigten Karpelle auf sehr niedriger Stufe stehen.

Eine Entscheidung über diese Frage konnte nur die genaue Untersuchung gerade der im Diagramm einfachen Caryophyllaceen ergeben.

Ich werde meine Arbeit im folgenden so gliedern, daß ich von den meiner Meinung nach ursprünglichsten Formen, nämlich den *Scleranthoideae* ausgehend, die Morphologie der übrigen im Diagramm einfachen Caryophyllaceen besprechen werde. Daran soll sich die Erläuterung der Anatomie dieses Formenkreises und endlich zusammengefaßt meine Ergebnisse bezüglich der genetischen Systematik der Caryophyllaceen anschließen.

A. Spezieller Teil.

I. Die Diagramme der Scleranthoideae, Paronychioideae, Polycarpoideae, Pteranthoideae.

Scleranthoideae.

1. Scleranthus L.

Die *Scleranthoideae*[3]) bestehen nach der bisherigen Umgrenzung aus den beiden Gattungen *Scleranthus* L. und *Habrosia* Fenzl. Die bei *Scleranthus* L. vorliegenden Verhältnisse werden durch das als Figur 1 *A* gezeichnete typische Diagramm von *S. neglectus* Rochel dargestellt. Ebenso wie diese Art verhalten sich *S. biennis* Reut., *S. gypsophilanthus* Reichb. und *S. verticillatus* Tausch.

Der bekannte dichasiale Aufbau von *Scleranthus* L., welchen diese Gattung in gleicher Vollständigkeit mit fast allen Caryophyllaceen mit ein-

---

1) Engler, Syllabus 2. ed. p. 114.

2) Engler in Nat. Pflanzenfam. Nachtr. (1897) p. 364.

3) Pax l. c. p. 92.

einfachem Diagramm teilt, endet vor jeder Blüte mit 2 nebenblattlosen transversal gestellten Vorblättern.

Das 5zählige Perianth ist einfach. Sein erstes Blatt fällt schräg nach vorn, das zweite Blatt über die Achse. Staminalkreise sind deutlich in 2Zahl vorhanden.

Über die Anordnung der Staubblätter in 2 Kreisen kann bei *Scleran-*

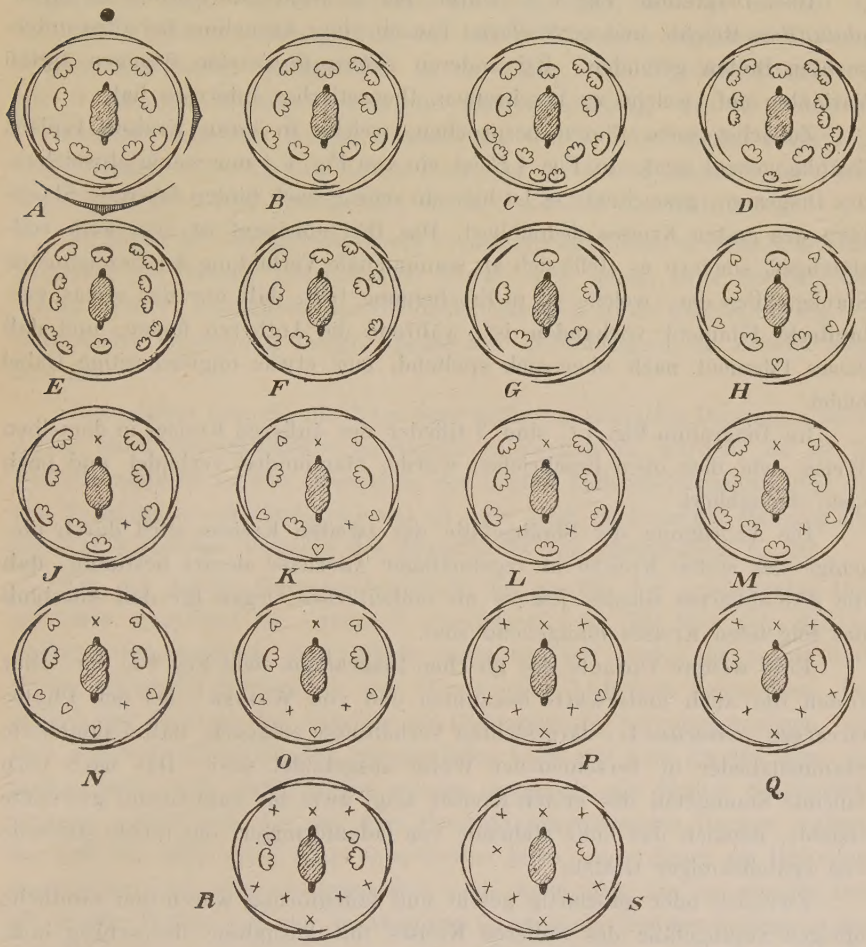

Fig. 1. *Scleranthus* L. — Erkärung im Text.

thus L. ein Zweifel nicht vorliegen. Während bei den allermeisten *Paronychioideae* dadurch, daß der Fruchtknoten oberständig ist, nur sehr wenig Raum für die Insertion der Staubgefäße vorhanden ist, und dementsprechend diese selbst dann, wenn sie in 10Zahl vorliegen, scheinbar in gleicher Höhe inseriert sind und dementsprechend einen einzigen 10zähligen Kreis vortäuschen, ist bei *Scleranthus* L. wie bekannt das Ovar halb unter-

ständig. Es ist Raum genug für Anordnung der Staubgefäße in 2 Kreisen vorhanden, und diese fügen sich derart ein, daß der mit den Perianthblättern alternierende 5zählige Kreis unzweifelhaft nach außen, der folgende 5zählige Kreis deutlich weiter nach innen steht. Es folgt ein 2zähliges serial gestelltes Gynöceum, dessen Karpellblätter mit Narben versehen sind und die Höhlung nicht fächern.

Dies Diagramm (Fig. 1 *A*) wurde bei *S. neglectus* Rochel, *S. gypsophilanthus* Reichb. und *verticillatus* Tausch ohne Ausnahme bei allen untersuchten Blüten gefunden. Bei anderen *Scleranthus*-Arten dagegen treten Varianten auf, welche zu beschreiben, theoretisches Interesse hat.

Zunächst seien Blüten besprochen, welche in ihren Kreisen typisch 5zählig gebaut sind. In Fig. 1 *B* ist ein von Fig. 1 *A* nur wenig abweichendes Diagramm gezeichnet: es ist hier ein schräg nach hinten fallendes Staubblatt des ersten Kreises dédoubliert. Das Dédoublement ist aber kein vollständiges, sondern es stellt sich als staminodiale Verbildung des bezeichneten Staubgefäßes dar, welche so in Erscheinung tritt, daß nur das etwas verbreiterte Filament vorhanden ist, während die Antheren fehlen, und daß dieses Filament nach oben sich spaltend, eine etwas ungleichseitige Gabel bildet.

Im Diagramm Fig. 1 *C* sind 3 Glieder des äußeren Kreises in derselben Weise, wie dies oben beschrieben wurde, staminodial verbildet und nach oben dédoubliert.

Die Anordnung der Staubgefäße des zweiten Kreises wird durch diejenige des ersten Kreises in regelmäßiger Alternanz derart bestimmt, daß die dédoublierten Glieder jeweils als einheitliches Organ für den Anschluß des folgenden Kreises maßgebend sind.

Eine weitere Variante des gleichen Diagramms stellt Fig. 1 *D* dar. Hier treten die auch anderwärts bekannten und von Walter[1]) bei den Phytolaccaceen (*Limeum* L.) dargestellten Verhältnisse entgegen, daß dédoublierte Staminalglieder in verschiedener Weise ausgebildet sind. Das nach vorn fallende Staubgefäß des ersten Kreises zeigt zwei bis zum Grund getrennte Gebilde, nämlich das links stehende von fadenförmiger, das rechts stehende von spatelförmiger Gestalt.

Zweifach oder gabelartig geteilt und fadenförmig waren hier sämtliche übrigen Staubgefäße des äußeren Kreises mit Ausnahme des schräg links nach vorn fallenden, welches kein Anzeichen von Dédoublement zeigte, sondern einheitlich als normales Blumenblatt ausgebildet war. Die Staubgefäße des inneren Kreises sind in 7Zahl vorhanden, von ihnen sind 3 nicht dédoubliert, während 2 und zwar die seitlich stehenden in je 2 vollkommen gleiche und normal ausgebildete Glieder dédoubliert sind. Die Spaltungsprodukte teilen sich in diesem Fall mit den nicht dédoublierten

1) Walter l. c. p. 46—54.

Staubgefäßen des zweiten Kreises beinahe vollständig gleichmäßig in den vorhandenen Raum, so daß nur der Vergleich der Fig. 1 *A*—*C* und der Fig. 1 *E* mit der als Fig. 1 *D* gezeichneten Blüte das Vorhandensein des Dédoublements von 2 Staubgefäßen des inneren Kreises erschließen läßt.

Weitere Abweichungen beziehen sich auf Blüten mit 4 Perianthblättern, welche im Perianth- und Staminalkreis nach der 4 Zahl gebaut sind. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei Diagramm 1 *E* vor, wo auf das 4zählige Perianth 4 Staubgefäße des ersten Kreises in regulärer Alternanz folgen. Von diesen Staubgefäßen ist nur eines nicht dédoubliert und fertil, die 3 anderen dagegen zeigen die gleiche Spaltung, wie sie schon bei *Scleranthus neglectus* Rochel beschrieben wurde. Auf diesen Kreis folgt ein 6zähliger innerer, über dessen Ursprung durch Dédoublement der beiden transversal gestellten Staubgefäße keinerlei Zweifel obwalten kann.

Obgleich die Staubgefäße dieses Kreises alle fertil sind, sind die Spaltungsprodukte der beiden transversalen Glieder sich derart nahe gerückt, daß weder an ihrer Entstehung aus Dédoublement noch an die gleiche bei Fig. 1 *D* dargestellte Entstehung dieser Glieder aus Dédoublement ein Zweifel möglich ist.

Diese Blüte braucht nicht aus dem 5zähligen normalen Diagramm durch Abort eines Perianthblattes entstanden angesehen zu werden, da sie im Einsatz, nämlich in der Alternation der beiden äußeren Perianthblätter mit den Vorblättern vollständig normal ist. Sie stellt nach meiner Meinung eine primäre 4gliedrige Variante des Blütenbaues von *Scleranthus* L. dar.

Ob die gleiche Deutung bezüglich des als Fig. 1 *F* gezeichneten Diagrammes zutreffend ist, erscheint zweifelhaft. Es fällt hier auf, daß im äußeren Staminalkreis 5Zähligkeit vorhanden ist, wobei die rechts nach hinten stehenden Staubgefäße eine Gruppe von 3 Gliedern ausmachen. Bezüglich der Deutung des sichtbar aus Dédoublement hervorgegangenen, mit dem Perianth alternierenden Staubgefäßes kann gar kein Zweifel sein, dagegen findet sich nach hinten gelegen nochmals ein fertiles Staubgefäß, welches soweit von der mit dem Perianth alternierenden Gruppe entfernt ist, daß ich mich nicht dazu entschließen kann, auch dieses als Dédoublements-Glied des ersteren anzusehen. Ich kann dies um so weniger tun, als in der ganzen von mir bearbeiteten Gruppe nur bei der Gattung *Achyronychia* Torr. et Gray transversale 3Dédoublierung beobachtet wurde, und diese Gattung, wie später darzustellen sein wird, mit *Scleranthus* L. nur in sehr entfernter Verwandtschaft steht. Bei *Scleranthus* L. selbst ist das Dédoublement, wenn es vorkommt, stets 2gliedrig. Dazu kommt, daß auch Unregelmäßigkeiten im zweiten Staubgefäßkreis vorhanden sind, welche sich in der Weise zeigen, daß rechts nach unten eine weite Lücke zwischen den neben einander stehenden Staubgefäßen sichtbar ist. Daß das eine der Dédoublements-Glieder, welche in dieser Gegend im äußeren

Kreis stehen, in Wirklichkeit nicht dem äußeren, sondern dem inneren Kreis angehörig ist, halte ich für ausgeschlossen.

Die Verschiebungen in diesem Diagramm Fig. 1 *F* möchte ich deshalb so erklären, daß das fünfte Blatt des Perianths ausgefallen ist, im ersten Staminalkreis trotzdem noch 5 Zähligkeit besteht, welche aber durch diesen Ausfall gestört wurde; daß auch der innere Staubblattkreis der Anlage nach 5 zählig war, und erst durch die gleichen Störungen 4 zählig wurde.

Von den 4 genannten Arten, welche Diagramm Fig. 1 *A* zeigen, ist der Übergang zu allen anderen Spezies der Gattung schrittweise vermittelt. Fig. 1 *G* zeigt *S. pungens* R. Br., wo beide Staminalkreise in regulärer 5 Zähligkeit und Alternanz vorhanden sind, wobei der äußere in Gestalt von Blumenblättern seine Ausbildung erfahren hat, während der innere fertil ist. Bei *S. scandens* R. Br. Fig. 1 *H* liegt das gleiche Verhalten vor, nur sind die Staubgefäße des äußeren Kreises in fadenförmige Staminodien umgewandelt.

Von dem Diagramm Fig. 1 *A* ausgehend, lassen sich nun 2 Entwicklungsreihen in den Diagrammen leicht verfolgen. Die eine, bei welcher Abort, wenn er überhaupt vorliegt, auf den inneren Staminalkreis beschränkt ist, die andere, welche den äußeren Staminalkreis in stärkerer Reduktion zeigt, als den inneren.

Ich wende mich zunächst zu *S. uncinatus* Schur, Fig. 1 *J*, bei welchem ich 8 Staubgefäße in normaler Ausbildung gefunden habe, und zwar erstreckt sich hier der Abort von 2 Gliedern auf das hinten stehende und das rechts nach vorn fallende Glied des zweiten Kreises. Bei *S. biennis* Reut. kann man sowohl das Diagramm Fig. 1 *J* wie das als 1 *K* gezeichnete auffinden. Die Stamina des äußeren Kreises sind vollzählig entwickelt, aber als fadenförmige Staminodien ausgebildet; von den Staubgefäßen des inneren Kreises zeigt ein schräg nach vorn fallendes häufig eine durch geringere Größenentwicklung deutliche Verminderung, während wieder das hintere und ein schräg nach vorn fallendes dieses Kreises abortiert sind.

Die Zahl der Varianten speziell bei dem sich hier anschließenden *S. annuus* L. ist dann weiter eine sehr große. In Fig. 1 *L* ist ein Diagramm dieser Spezies gezeichnet, welches auch bei *S. uncinatus* Schur angetroffen wurde, und welches sich an das in Fig. 1 *J* gegebene gewöhnliche Diagramm von *S. uncinatus* Schur nächst anschließt. Es unterscheidet sich von jenem nur dadurch, daß 3 Glieder des inneren Kreises, und zwar die in Fig. 1 *J* ausgefallenen, sowie das in Fig. 1 *K* in Reduktion gezeigte, abortiert sind. Eine weitere Variante des gleichen Diagrammes mit teilweise staminodial verbildeten größeren, teils aber fertil entwickelten, wenn auch in der Größe verminderten Staubgefäßen des ersten Kreises, weist Fig. 1 *M* auf; bei Fig. 1 *N* sind alle Glieder des äußeren Kreises, sowie das schräg links nach vorn fallende Staubgefäß des inneren Kreises als Staminodien entwickelt.

Von Fig. 1 *L* unterscheidet sich Fig. 1 *O*, welche die bei *S. aetnensis* Strobl, *hirsutus* J. et C. Presl, *polycarpus* L. und *tenellus* Reichenbach gefundenen Verhältnisse darstellt, nur dadurch, daß alle Staubgefäße des äußeren Kreises zu Staminodien reduziert sind; der Übergang von Fig. 1 *L* zu 1 *O* wird durch die Fig. 1 *N* gegeben.

Die andere Diagrammreihe zeichnet sich dadurch aus, daß bei ihr Abort im äußeren Kreis reichlicher vorkommt als im inneren; sie wird typisch dargestellt durch die australischen Arten *S. biflorus* Hook. und *diander* R. Br., diesen Arten schließt sich eine europäische Form an, welche von P. Sintenis n. 253 in Thessalien gesammelt und von Haussknecht als *S. pseudo-polycarpos* Lacroix bestimmt wurde.

Im Diagramm 1 *Q* ist der Typus dieser Diagrammbildung von *S. diander* R. Br. und *pseudo-polycarpos* Lacroix zusammen dargestellt; Fig. 1 *R* (*S. biflorus* Hook.) zeigt stattgehabtes Dédoublement der ausgebildeten Staubgefäße der Fig. 1 *Q* in je einen fertilen und einen staminodialen Teil; in Fig. 1 *S*, gleichfalls von *S. biflorus* Hook. genommen, ist der einzige beobachtete Fall dargestellt, daß alle Staubgefäße bis auf 1 ausgefallen sind.

Daß diese 3 letzten Diagramme nicht ohne Vermittlung sind, sondern sich vom Normaldiagramm Fig. 1 *A* resp. dessen Spezialausbildung Fig. 1 *K* ableiten, zeigt Fig. 1 *P*, welche sowohl bei *S. annuus* L. wie bei *S. dichotomus* Schur aufgefunden wurde.

Die Serie dieser Diagramme von *Scleranthus* zeigt, daß die Glieder des äußeren Staminalkreises weniger Konstanz besitzen, als diejenigen des inneren; sie zeigt ferner ein allmähliches Fortschreiten der Reduktionen der Stamina, wobei es stets das hintere Glied des zweiten Staminalkreises ist, welches zunächst ausfällt. Es folgen die beiden vorderen Glieder dieses Kreises; die beiden seitlichen Glieder des zweiten Staminalkreises zeigen das größte Beharrungsvermögen, und nur gelegentlich wird auch von ihnen noch eins reduziert.

Über das Ovulum von *Scleranthus* ist nur im allgemeinen bekannt, daß die Mikropyle nach oben liegt. Eine genauere Beschreibung desselben ist aber von Wichtigkeit, da gerade in der Ovularstruktur der abweichende Charakter dieser Gattung liegt.

Das Ovulum von *Scleranthus* hängt seitlich an einem ziemlich langen und dünnen Funiculus, welcher in der Mitte des Fruchtknotenfaches aus dem Boden des Gynöceums entspringt. Es ist mit 2 Integumenten versehen, von welchen das innere stets wesentlich länger ist als das dünnere äußere. Die Mikropyle ist streng nach oben gerichtet. Nach unten ist das Ovulum breit kugelförmig; die Chalaza befindet sich seitlich etwas über der Mitte des Nucellus.

Der aus dem Ovulum sich entwickelnde Same besitzt einen ringförmig gekrümmten Embryo.

Die Pollenstruktur ist innerhalb der Gattung etwas abweichend. Die

Hauptmasse der Arten hat, wie bereits Fischer [1]) mitteilt, einen Pollen, welcher Pentagon-Dodekaëder darstellt, wobei die Kanten der geometrischen Figur von 2 Punktreihen gebildet werden, die Flächen selbst vollkommen glatt sind. Die Mitte jeder Fläche trägt je eine große Pore mit punktiertem Deckel.

Die 3 australischen Arten *S. pungens* R. Br., *S. biflorus* Hook. und *S. diander* R. Br. unterscheiden sich vom Gros der Gattung sehr wesentlich dadurch, daß bei ihnen der Pollen kugelig ist und eine wechselnde Zahl von kleineren, nicht punktierten Poren aufweist. Die gesamte Exine zwischen den Poren ist regellos fein granuliert.

2. Habrosia Fenzl.

Mit *Scleranthus* L. wird von allen Autoren die Gattung *Habrosia* Fenzl zusammen genannt und trotz oberständigen Fruchtknotens als nächst verwandt angesehen. Es geschieht dies hauptsächlich wegen des Merkmals, daß sowohl bei *Scleranthus* L. wie bei *Habrosia* Fenzl die Nebenblätter fehlen, sowie des übereinstimmenden Samenbaues wegen.

Allein der scharfsichtige Baillon [2]) macht darauf aufmerksam, daß die nahe Zusammenstellung von *Scleranthus* L. mit *Habrosia* Fenzl durchaus zweifelhaft sei; ihm ist dementsprechend der Zweifel, ob die vereinigenden Merkmale genügende Bedeutung besäßen, aufgestiegen.

Das normale Diagramm von *H. spinuliflora* Fenzl ist in Fig. 2 *A* dargestellt. Es besitzt ohne allen Zweifel große Ähnlichkeit mit den *Scleranthus*-Diagrammen; dies geht schon aus der vollständigen Ausbildung der 10 Staubgefäße hervor.

Auch in der Beziehung ist eine wesentliche Übereinstimmung nicht zu verkennen, daß die Schwankungen, welche bei *Scleranthus* L. bezüglich der Ausbildung der Glieder sich fanden, bei *Habrosia* Fenzl ebenfalls entgegentreten.

Die Staubgefäße in einer und derselben *Habrosia*-Blüte schwanken stets zwischen vollständiger und großer Ausbildung, vollständiger aber kleiner Gestalt, großen und kleinen Staminodien, so daß die Diagrammserien, welche z. B. von *Scleranthus annuus* L. aufgestellt werden konnten, und von denen oben einige charakteristische Beispiele gegeben wurden, was die Ausbildung der Staminalteile betrifft, in einer und derselben Blüte von *Habrosia* Fenzl wiederkehren.

Der normale Fall bei *Habrosia* Fenzl ist, von den größeren und kleineren Bildungen der Staubgefäße abgesehen, der, daß (Fig. 2 *A*) auf 5 hintumläufig angeordnete Perianthblätter 5 ziemlich breit lineale oder spatelförmige große Staminodien in regelmäßiger Alternanz folgen; mit diesen

1) Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Breslau (1890). p. 28.
2) Histoire des plantes, Tome IX. Paris 1888. p. 100.

Staminodien scheinbar im gleichen Kreis stehen 5 Staubgefäße. Die Mitte der Blüte wird von dem aus 2 Karpellblättern gebildeten, wie bei *Scleranthus* L. entwickelten Gynöceum eingenommen.

Variationen dieses Diagrammes beziehen sich stets nur auf den äußeren Staminalkreis; also auch in der Beziehung gleichen sich *Habrosia* Fenzl und *Scleranthus* L. Meist ist es (Fig. 2 *B*) nur 1 Staubgefäß des äußeren Kreises, welches fertil ausgebildet ist. Immerhin genügt dieses mehrfach beobachtete Vorkommen zum Beweis, daß die alternisepalen blumenblattartigen Gebilde in Wirklichkeit als Staminodien anzusehen sind.

Es kann sich dementsprechend bei *Habrosia* Fenzl nicht um eine mit Kelch- und Blumenkrone versehene, haplostemone Blüte handeln.

Höchst beachtenswert ist nun, daß sich bei *Habrosia* Fenzl sehr häufig im Innern der scheinbaren Blumenkrone nochmals Staminodien, ja selbst unter Umständen reduzierte, aber doch fertile Staubgefäße finden.

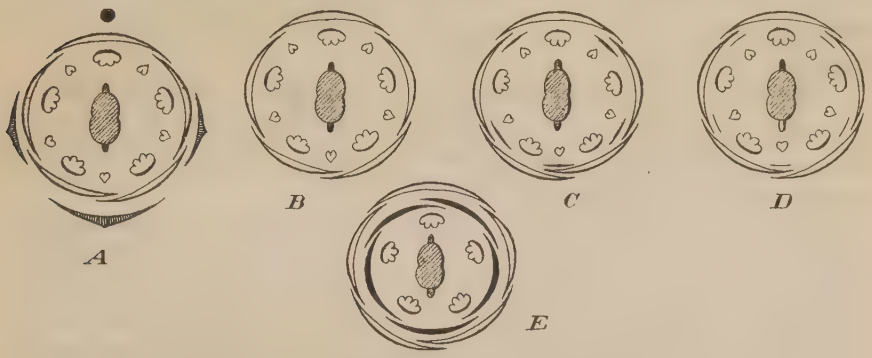

Fig. 2. *A—C Habrosia spinuliflora* Fenzl; *D Sphaerocoma Hookeri* T. Anders.; *E S. Aucheri* Boiss.

Dies sehr gewöhnliche Verhalten ist in Fig. 2 *C* dargestellt, und man möchte bei Betrachtung dieses Diagrammes nicht zweifelhaft sein, daß es eine mit Kelch und Krone versehene diplostemone Blüte darstelle.

Trotzdem kann davon, wie das gewöhnliche Verhalten der Gattung, welches im Diagramm Fig. 2 *A* und 2 *B* dargestellt ist, zeigt, nicht die Rede sein. Sowohl die in ihrer Größe sehr wechselnde Ausbildung der scheinbar epipetalen Staminodien, wie die eng vereinigte Stellung derselben mit den scheinbaren Petala, machen es zweifellos, daß es sich hier um seriales Dédoublement des äußeren Staminalkreises genau ebenso handelt, wie Walter dies für *Anisomeria coriacea* Don und *Stegnosperma halimifolia* Benth. nachgewiesen hat.

Ich halte dafür, daß hier bei *Habrosia spinulifolia* Fenzl der Übergang zwischen den 5kreisigen und den 4kreisigen Caryophyllaceen liegt.

Dieser Übergang wird in der Weise bewirkt, daß der äußere Staminalkreis dédoubliert und daß die nach außen gelegenen Spaltungsprodukte zu

Petalen werden, während die inneren Staminalnatur beibehalten. Sollte dies der Fall sein, so wäre bei dem dann wenigsten theoretisch vorhandenen genetischen Zusammenhang von Korolle und epipetalen Staminalkreises ein Anzeichen für das Entstehen der Obdiplostemonie bei den Silenoideen gegeben. Ich möchte nur andeuten, daß die Celakovsky'sche Hypothese bezüglich der Entstehung der Obdiplostemonie aus nachträglichen Verschiebungen der Anlagen bezüglich der Silenoideen nur einen Schein von Wahrscheinlichkeit bekommen hat durch die Eichler'schen Untersuchungen über den Gefäßbündelverlauf, daß aber Eichler[1]) selbst darauf aufmerksam macht, daß diese Erklärung nicht genügt. Er zeigt, daß bei den Caryophyllaceen für den Fall von Isokarpie bald nach Art der typischen Obdiplostemonie die Karpelle über die Kronblätter fallen, bald auch nicht, daß daher die Hypothese einer Verschiebung der Kronstamina bei den Caryophyllaceen nicht erweisbar war. »Es bleibt hier eben vorläufig nichts anderes übrig, als die Verschiedenheit — die wir übrigens auch in anderen Familien wiederfinden — einfach zur Kenntnis zu nehmen und die Erklärung der Zukunft zu überlassen«.

Eine kongenitale Differentiation der theoretisch zusammenhängenden, serial gespaltenen Glieder des äußeren Staminalkreises in Petala und Stamina würde dagegen einen Hinweis für das Verständnis der Obdiplostemonie bei den Caryophyllaceen gewähren.

Die Entwicklungsgeschichte der Blüte von *Habrosia* Fenzl zu studieren, würde demnach ein besonderes Interesse bieten; leider stand mir die Pflanze lebend nicht zur Verfügung. Aber auch für den Fall, daß die Entwicklungsgeschichte eine getrennte Entstehung von Petalen und epipetalen Stamina ergeben würde, könnte sie an meinen auf vergleichend morphologischem Weg gewonnenen Anschauungen nichts ändern, da im umgekehrten Fall auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über die als einfache Organe entstehenden Petalen und Stamina der Primulaceen an der morphologischen Würdigung dieser Gebilde, als 2 distinkten Kreisen angehörig, nichts zu ändern vermocht haben.

Während die Diagramme, vor allem die in Fig. 2*A* und 2*B* gezeichneten Normaldiagramme von *Habrosia* Fenzl, die Zusammengehörigkeit dieser Gattung mit *Scleranthus* L. zu bekräftigen scheinen; während auch wie oben erwähnt, die Struktur des Samens mit seinem ringförmigen Embryo vollkommen die gleiche ist, besteht in der Ausbildung der Ovula von *Habrosia* Fenzl und *Scleranthus* L. ein wesentlicher Unterschied. Übereinstimmend ist hier nur das Vorhandensein der 2 Integumente, von welchen das innere das äußere deutlich überragt und scheinbar auch die nach oben gewendete Mikropyle. Allein diese Lage der Mikropyle wird in vollkommen verschiedener Weise erreicht.

---

1) Eichler l. c. p. 110—111.

Bei *Habrosia* Fenzl habe ich stets 2 Ovula im Gynöceum gefunden, welche sich seitlich aus einer polsterförmigen, äußerst verkürzten Mittelsäule erheben. Der Funiculus jedes Ovulums ist sehr dick und legt sich schräg nach außen. Auf seiner Spitze sitzt das in sehr stumpfem Winkel nach innen zu schauende Ovulum; die beiden Winkel, welche einerseits der Funiculus zur Mittelachse, andererseits das Ovulum zum Funiculus bilden, heben sich auf, so daß die Mikropyle nach oben gewendet ist. Im Gegensatz zu *Scleranthus* L, wo die Chalaza sehr ausgesprochen seitlich liegt, hat sie bei *Habrosia* Fenzl eine der Mikropyle genau gegenüberliegende Lage; dementsprechend sind die Ovula von *Habrosia* Fenzl atrop oder doch nur ganz schwach kampylotrop.

Diese bedeutende Verschiedenheit in der Ovularbildung der beiden Gattungen scheint mir schwer ins Gewicht zu fallen und die Zweifel, welche Baillon bezüglich der Zusammengehörigkeit der Formenkreise ausspricht, wesentlich zu bestärken.

Diese Zweifel werden vor allem auch durch die vollständige und deutliche Oberständigkeit des Gynöceums hervorgerufen: die Gemeinsamkeit der Samenstruktur teilen *Scleranthus* L. und *Habrosia* Fenzl mit den allermeisten *Paronychioideae* und vielen *Polycarpoideae*, so daß auf dieses Merkmal weitergehende Schlüsse nicht gebaut werden können.

Es kommt dazu, daß auch der Pollen, welcher sich durch viele ziemlich regelmäßig über die Oberfläche verteilte auffällig kleine Poren auszeichnet, von dem Normalpollen von *Scleranthus* L. ziemlich verschieden ist. Auch kann man die von mir bei den 3 genannten australischen *Scleranthus*-Arten gefundene Pollenform nicht ohne weiteres als Bindeglied ansehen, da dort wesentlich weniger und größere Poren vorhanden sind. Ferner ist die Exine bei *Habrosia* Fenzl vollständig glatt. Immerhin stimmt der allgemeine Pollentypus von *Scleranthus* L. und *Habrosia* Fenzl überein, insofern als bei beiden Gattungen Porenpollen vorhanden sind.

Wenn ich im vorhergehenden eine objektive Nebeneinanderstellung der Merkmale von *Scleranthus* L. und *Habrosia* Fenzl gegeben habe, so möchte ich nun dasjenige Merkmal betonen, welches meiner Überzeugung nach für die Anordnung der von mir behandelten Formenkreise ausschlaggebende Bedeutung besitzt.

Es ist dies die Mittelsäule des Gynöceums. Eine solche ist bei sämtlichen Caryophyllaceen vorhanden, welche mit Kelch- und Blumenblättern versehen sind und im allgemeinen als höhere Caryophyllaceen zusammengefaßt werden.

Es ist bekannt, daß die Mittelsäule bei diesen Formenkreisen bald nur als säulenartiges Organ von unten in die Gynöceumhöhlung vorspringt und die Spitze nicht erreicht, oder daß sie den gesamten Fruchtknoten von unten bis oben durchsetzt: in letzterem Falle geht ihr Gewebe in das Zentralgewebe des Griffels über.

Betrachtet man die Gattungen, welche sowohl von Bentham und Hooker [1]) wie von Baillon [2]) als Polycarpeen zusammengefaßt werden, so ist bei allen die Mittelsäule im Gynöceum vorhanden; bei sämtlichen *Paronychioideae* und *Cometoideae* (letztere bei Bentham und Hooker [3]) als *Pterantheae* bezeichnet) fehlt die Mittelsäule vollständig.

Die Ausbildung dieses Organs, auf dessen systematische Bedeutung bisher noch nicht geachtet wurde, verdient dementsprechend ohne Zweifel große Aufmerksamkeit und es ist nicht gering anzuschlagen, daß eine, wenn auch nur rudimentär vorhandene Mittelsäule, auch bei *Habrosia* Fenzl vorliegt, während sie bei *Scleranthus* L. fehlt. Dieses Organes wegen *Habrosia* Fenzl bei den *Polycarpoideae* einzuordnen ist aber nicht nötig und verbietet sich, wie nachher gezeigt werden wird, aus anatomischen Gründen. Auf dem Gebiete der Anatomie, nämlich in der Ausbildung der Spaltöffnungen, liegt der wesentlichste Charakter, welcher die niederen 4kreisigen Caryophyllaceen von den höheren 5kreisigen unterscheidet. *Habrosia* Fenzl lehnt sich anatomisch durchaus an *Drypis* Mich. und durch sie an die höheren Caryophyllaceen an; die Identität ihrer Diagramme mit den *Polycarpoideae* kann für diese Anschauung nicht bestimmend ins Gewicht fallen, da *Habrosia* Fenzl eben das Normaldiagramm besitzt, welches nicht nur die *Polycarpoideae*, sondern auch *Drypis* Mich. in völlig gleicher Ausbildung aufweisen. Auch die Ovularlage ist ähnlich verschieden von den *Polycarpoideae* wie von *Scleranthus* L.: alle *Polycarpoideae* (*Drymaria*, *Polycarpaea*, *Polycarpon*, *Ortegia*, *Stipulicida*, *Löfflingia*, *Pycnophyllum*, *Cerdia* und *Microphyes*) haben nach unten und außen gewendete Mikropyle, während sie bei *Habrosia* Fenzl, wie oben beschrieben, epitrop und nach innen gerichtet ist.

Ferner ist in der Pollengestalt insofern ein wesentlicher Unterschied vorhanden, als bei den genannten Polycarpoideen-Gattungen (mit Ausnahme von *Drymaria* Willd., welche unten genauer noch zu behandeln ist und bei welcher die Pollenformen schwanken) Furchenpollen vorhanden sind, und zwar regelmäßig 3 Furchen von einem zum anderen Pol verlaufend, während *Habrosia* Fenzl typische Porenpollen besitzt.

b. Polycarpoideae.

1. Sphaerocoma T. Anders.

An *Habrosia* Fenzl schließe ich die Besprechung der Gattung *Sphaerocoma* T. Anders. an. Ich habe beide bisher bekannt gewordenen Arten dieser merkwürdigen Gattung untersucht und zweifle nicht daran, daß

---

1) Genera plantarum; Vol. I. pars I. p. 152.

2) Baillon l. c. p. 92.

3) l. c. Vol. III. pars I. p. 18.

Habrosia Fenzl nicht nur zu *Drypis* Mich., sondern auch zu *Sphaerocoma* T. Anders. in naher Beziehung steht.

Sowohl Baillon[1]) wie Bentham und Hooker[2]) stellen *Sphaerocoma* zu den *Polycarpoideae*: Pax[3]) weicht davon ab und bringt diese Gattung zu den *Paronychioideae*.

Der Anschluß des allgemeinen Blütenbaues an *Habrosia* Fenzl wird durch Diagramm Fig. 2 *D* (*Sphaerocoma Hookeri* T. Anders.) dargestellt. Der Vergleich mit Diagramm Fig. 2 *C* zeigt, daß überhaupt keinerlei Unterschied vorhanden ist.

Nach innen vor den Blumenblättern von *Sphaerocoma Hookeri* T. Anders. und ihnen genau superponiert finden sich kleine Polster von deutlich herzförmiger Gestalt, welche unmöglich etwas anderes als Staminodien sein können und welche die Deutung des Diagrammes von *S. Hookeri* T. Anders. in derselben Weise, wie dasjenige (Fig. 2 *C*) von *Habrosia spinuliflora* Fenzl erklärt wurde, notwendig machen. Es ist auch hier der äußere Staminalkreis serial dédoubliert, und zwar hat die Ausbildung der äußeren Spaltungshälften, nämlich der Petala, größeren Umfang erreicht, wie diejenige der ganz klein gebliebenen staminodialen inneren Spaltungshälften.

Bei *Sphaerocoma Aucheri* Boiss. (Fig. 2 *E*) ist die Ausbildung der alternisepalen Stamina als Blütenblätter eine sehr starke; hier möchte ich bei der zweifellos nahen Verwandtschaft der beiden Arten nicht daran zweifeln, daß es nur die Korrelation des Wachstums war, welche in Anbetracht der übermäßig starken Entwicklung der als Blumenblätter funktionierenden äußeren Spaltungshälften, die inneren Spaltungsprodukte zum Verschwinden brachte, resp. die Spaltung vollständig unterbleiben ließ.

Das Diagramm von *S. Hookeri* T. Anders. ist trotz seiner größeren Kompliziertheit ohne allen Zweifel ursprünglicher als das scheinbar einfachere von *S. Aucheri* Boiss.

Die Bildung der Samenanlage bei *Sphaerocoma* und *Habrosia* ist identisch. Bei beiden Gattungen sind im Fruchtknoten 2 Ovula vorhanden. Während aber die Mittelsäule bei *Habrosia* ganz kurz und polsterförmig bleibt, erhebt sie sich bei *Sphaerocoma* noch ein wenig über die Insertionsstelle der beiden Ovula, um dann quer abgesetzt zu enden. Der Funiculus bei *Sphaerocoma* ist viel kürzer als bei *Habrosia*, geht aber gleichfalls schräg nach außen.

Das Ovulum setzt derart an den Funiculus an, daß dieser in die Basis des Nucellus verläuft.

Die Mikropyle ist schräg nach oben und innen gerichtet, so daß auch hier ein beinah vollständig atropes oder doch nur sehr schwach kampylotropes Ovulum resultiert. Nach diesen Ergebnissen möchte ich Baillon,

1) Baillon l. c. p. 92.

2) Bentham u. Hooker Vol. I. pars I. p. 152.

3) Pax in Engler et Prantl l. c. p. 89.

Bentham und Hooker beistimmen, welche *Sphaerocoma* zu den *Polycarpoideae* rechnen. Nur die Richtung der Mikropyle ist etwas abweichend, doch nicht derart, daß sie besser zu den *Paronychioideae* paßte, denn auch von den *Paronychioideae* im Sinne von Pax[1]) haben alle Gattungen mit Ausnahme von *Corrigiola* L. apotrope Ovula.

Auch die Pollengestalt von *Sphaerocoma*, nämlich 3 polare Furchen, schließt sich den *Polycarpoideae*, bei welchen (mit Ausnahme von einigen *Drymaria*-Spezies) stets 3 Furchen vorhanden sind, aufs beste an.

So dürfte die Gattung *Sphaerocoma* T. Anders. definitiv ihren Platz bei den *Polycarpoideae* behalten, zugleich aber sind bei ihr die verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Habrosia* Fenzl so unverkennbar ausgeprägt, daß sie die Verbindung der *Scleranthoideae* mit den *Polycarpoideae* unzweideutig darstellt.

2. Die übrigen Polycarpoideae-Gattungen.

Ich schließe die Besprechung der Diagramme der übrigen zweifellosen *Polycarpoideae*-Gattungen hier an.

Sowohl bei *Microphyes* Phil. wie bei *Polycarpaea orthoclada* Webb ist ein einfaches 5zähliches hintumläufiges Perianth vorhanden, mit dessen Blättern die deutlich als Staminodien ausgebildeten Staubgefäße des äußeren Kreises in regelmäßiger Folge alternieren. Die Staubgefäße des inneren Kreises dagegen sind fertil ausgebildet. Bei *P. orthoclada* Webb (Fig. 3*A*) ist das Gynöceum 2zählig, wie wir es bisher immer gefunden haben, bei *Microphyes* begegnet man zum erstenmal ein 3zähliges Gynöceum. Ich möchte diese Zahlenausbildung im Gynöceum betonen, denn ich habe nur bei einzelnen *Polycarpaea*-Arten, sowie bei der nächstens zu besprechenden Gattung *Cerdia* Moç. et Sess. die einzigen 2zähligen Ovarien gefunden, welche in der ganzen Unterfamilie der *Polycarpoideae* vorkommen. Auch die meisten *Polycarpaea*-Arten haben 3zähliges Ovar. Ob die Ausbildung von 3 Karpellblättern, wie sie bei allen *Polycarpoideae* außer den genannten absolute Regel, bei den *Paronychioideae* dagegen seltene Ausnahme ist, in der Weise gedeutet werden kann, daß die 2Zähligkeit als phylogenetisch jünger anzusehen ist, sei angedeutet. Berücksichtigt man, daß auch bei den Chenopodiaceen und Amarantaceen in der Regel 2blättrige Ovarien vorhanden sind, so ist dies ein gewichtiges Moment, welches zugunsten der phylogenetischen Ableitung der Chenopodiaceen und Amarantaceen von den *Paronychioideae* spricht.

Jedenfalls findet sich innerhalb der Gattung *Polycarpaea* Lam. ein Schwanken in der Zahl der vorhandenen Karpellblätter derart, daß wenige Arten 2, die allermeisten 3 Karpellblätter besitzen.

Wird das Diagramm Fig. 3*A* mit 3 Karpellen gezeichnet, so stellt es

---

1) Pax l. c. p. 89.

Verhältnisse dar, wie sie bei *P. gnaphalodes* Poir. (Fig. 3 *B*) häufig gefunden werden. Bei derselben Art aber wurde auch Diagramm Fig. 3 *C* beobachtet, welches sich von Fig. 3 *B* dadurch unterscheidet, daß einzelne (im gezeichneten Diagramm 2, doch sind es häufiger mehr) Blumenblätter von deutlicher und großer Ausbildung an Stelle der Staminodien treten. Auch diese Blumenblätter sind spatelförmig wie bei *Sphaerocoma* T. Anders. und nicht von oben eingeschnitten.

Auch das Diagramm Fig. 3 *D* kommt bei *Polycarpaea gnaphalodes* Poir. vor und ist zugleich dasjenige, welches den allermeisten Arten der Gattung (z. B. *candida* Webb et Berth., *fragilis* Delile, *Teneriffae* Lam., *aristata* C., *longiflora* J. Muell., *Hassleriana* usw.) zukommt. Hier treten an die Stelle aller Staminodien deutlich, wenn auch nur klein ausgebildete Blumenblätter.

Das Diagramm Fig. 3 *D* ist zugleich ohne weiteres gültig für die Gattung *Polycarpon* Loeffl. und für *Loeflingia micrantha* Boiss. Diese

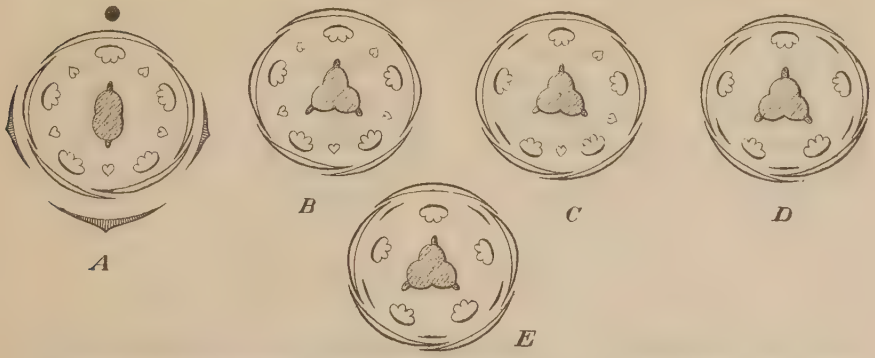

Fig. 3. *A Polycarpaea orthoclada* Webb; *B, C, D P. gnaphalodes* Poir.; *E Pycnophyllum bryoides* Rohrb., *Drymaria* Willd.

genannten Formen sind vor allem mit *Polycarpaea* dadurch übereinstimmend, daß eine deutliche Verteilung der Stamina und Staminodien auf 2 Kreise nicht vorhanden ist, sondern diese Organe scheinbar einem Kreise angehören.

Bei *Drymaria* Willd., welche bis auf die nächst zu besprechenden Ausnahmen von *D. villosa* Cham. und *apetala* Bartl. gleichfalls das gleiche Diagramm wie Fig. 3 *D*, mit 5 Perianthblättern, 5 Petalen und 5 Staubgefäßen, aufweist, steht der Staubgefäßkreis deutlich weiter nach innen las der Petalenkreis.

Der Gattung *Drymaria* Willd. schließt sich mit dem gleichen Diagramm Fig. 3 *E* auch *Pycnophyllum bryoides* Rohrb. an, und es ist beachtenswert, daß sowohl *Drymaria* Willd. wie *Pycnophyllum bryoides* Rohrb. die von den Alsineen her genügend bekannte, von oben eingeschnittene Gestalt der schmalen Petala besitzt, während bei allen übrigen

Polycarpoideae, soweit sie Petala aufweisen, die ungeteilte Form dieser Gebilde herrschend ist.

Reduktionen in den Diagrammen der *Polycarpoideae* finden sich mehrfach; sie werden ohne Schwierigkeit von dem Normaldiagramm Fig. 3 *D* abgeleitet.

Sehr variabel habe ich die Blüten von *Loefflingia hispanica* Coss. gefunden. Während, wie oben erwähnt, bei *L. micrantha* Boiss. vollkommen reguläre, auf das Diagramm Fig. 3 *D* passende Verhältnisse vorlagen, stellt Diagramm Fig. 4 *A* eine Blüte von *L. hispanica* Coss. dar, in welcher ein Staubgefäß vollkommen ausgefallen ist, und zwar ist es das rechts nach vorn fallende.

Auch bei *L. squarrosa* Nutt. kommt das gleiche Verhalten vor. In Diagramm Fig. 4 *B* ist das rechts nach vorn fallende, sowie das hintere Staubgefäß ausgefallen. Die Diagramme Fig. 4 *A* und 4 *B* geben in wünschenswerter Weise für bei *Loefflingia* L. vorkommende Unregelmäßigkeiten, welche an sich nicht ohne weiteres verständlich sind, die Erklärung. Bei

Fig. 4. *Loefflingia.* — Erklärung im Text.

beiden Arten kommt es vor, daß die Blumenblätter in 2 verschiedene Weisen ausgebildet sind, daß nämlich die einen klein und von normaler Gestalt, wie sie bei *L. squarrosa* Nutt. vorliegt, gleich gebaut sind, während die anderen durch ihre bedeutende Größe, besonders ihre Breite imponieren. Die letzteren können nichts anderes sein als unter Ausfall des trennenden Staubgefäßes zusammen gewachsene Blumenblätter, und zwar ist bei dem als Fig. 4 *C* gezeichneten Diagramm von *L. hispanica* Coss. das hintere Staubgefäß ausgefallen und die beiden schräg nach hinten fallenden Blumenblätter sind zu dem großen einheitlichen Gebilde verwachsen. Bei der von *L. squarrosa* Nutt. gewonnenen Fig. 4 *D* ist das gleiche Verhalten auch bezüglich des links nach vorn fallenden Staubgefäßes bei den angrenzenden Blumenblättern eingetreten.

Ich möchte betonen, daß dies bei *L. hispanica* und *L. squarrosa* beobachtete Verhalten beweisend dafür ist, daß die Staubgefäße einem ebenso weiter nach innen gelegenen Kreis angehören, wie dies bei *Drymaria* Willd. und *Pycnophyllum bryoides* Rohrb. (Fig. 3 *E*) auf den ersten Blick erhellt.

Der Ausfall einzelner Staubgefäße bei regelmäßiger Ausbildung der

Korolle findet sich auch bei *Stipulicida* Michx. Das Diagramm Fig. 4 *B* dient zur Veranschaulichung der Verhältnisse, wie ich sie bei *S. setacea* Michx. gefunden habe, und zwar sind es genau wie bei *Loeflingia squarrosa* Nutt. auch hier stets die über das erste und zweite Kelchblatt fallenden Staubgefäße, welche abortieren.

Während die Gattungen *Polycarpaea*, *Microphyes*, *Polycarpon*, *Loeflingia* und die meisten *Drymaria*-Arten eine Reihe darstellen, welche sich von dem Normaldiagramm der *Polycarpoideae* in der Weise ableitet, daß sich die äußeren Staubgefäßkreise zu immer größeren Petalen entwickeln, niemals abortieren, sondern Reduktionen im Diagramme, wenn sie vorkommen, auf den eigentlichen Staminalkreis, also den episepalen Kreis, beschränkt sind, stehen sich *Ortegia* Loeffl. und *Cerdia* Moç. et Sess. darin nahe, daß hier der erste Kreis stets und vollständig ausfällt.

Bei diesen Gattungen ist zugleich regelmäßig auch noch eine Verminderung der Glieder des Staminalkreises zu beobachten.

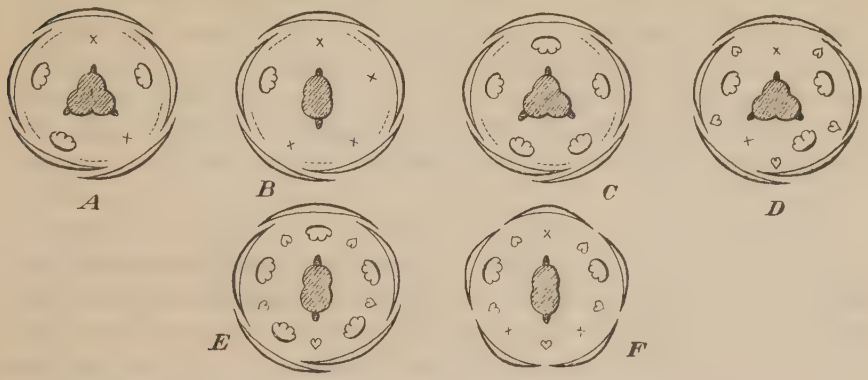

Fig. 5. *A Ortegia* Loeffl.; *B Cerdia* Moç. et Sess.; *C Drymaria apetala* Bartl.; *D Dr. villosa* Cham.; *E Herniaria* L. etc.; *F Illecebrum verticillatum* L.

Am vollständigsten ist *Ortegia* Loeffl. (Fig. 5 *A*) ausgebildet, bei welcher ich stets 2 Staubgefäße, und zwar wieder die über das erste und zweite Perianthblatt fallenden abortiert gefunden habe. Bei *Cerdia* Moç. et Sess. (Fig. 5 *B*) geht der Abort noch weiter, derart, daß stets nur 1 Staubgefäß entwickelt ist. Ob dasselbe regelmäßig, wie dies in meinem Diagramm dargestellt ist, das über das vierte Blatt fallende ist, oder ob nicht auch das über das fünfte Blatt erhalten bleiben kann, wage ich nicht zu entscheiden.

Es erscheint als ein beträchtlicher Sprung, wenn ich die Diagramme Fig. 5 *A* und 5 *B* ohne Bedenken von dem Normaldiagramm Fig. 3 *E* ableite. Denn von den, den äußeren Kreis bildenden Petalen resp. Stamina ist bei beiden Gattungen keine Spur mehr vorhanden. Ich bin aber berechtigt zu dieser Anschauung, weil auch innerhalb der Gattungen *Poly-*

carpon und *Drymaria* bei zweifellos hierher gehörigen Spezies Fälle vorliegen, wo der äußere Staminalkreis vollständig und ohne Rest abortiert.

Das Diagramm Fig. 5 *C* stellt die Verhältnisse dar, wie sie bei *D. apetala* Bartl. ganz regelmäßig vorhanden sind; das gleiche Diagramm kann auch ohne weiteres zur Veranschaulichung der Verhältnisse bei *Pycnophyllum convexum* Griseb. und *tetrastichum* Rémy dienen, nur sind bei den genannten *Pycnophyllum*-Arten die einzelnen und endständig gestellten Blüten von 2 Kreisen dekussierter Hochblätter eingeleitet, während die Blüten von *Drymaria apetala* Bartl. den normalen Anschluß an die beiden Vorblätter zeigen und dichasial angeordnet sind.

D. apetala steht innerhalb der Gattung, was den vollständigen Abort der Petalen betrifft, isoliert da. Immerhin findet sich in dieser Gattung noch eine Form, welche gleichfalls ohne allen Zweifel hierher gehört, nämlich *D. villosa* Cham. (Fig. 5 *D*), welche den Übergang von der normalen *Drymaria*-Blüte zu der von *D. apetala* bildet. Bei *D. villosa* Cham. sind zwar die Staubgefäße des ersten Kreises alle entwickelt, aber sämtlich zu kleinen, allermeist pfriemenförmigen und einfachen, nur selten 2 gabeligen, sehr schmalen Spitzchen reduziert. Im zweiten Staubgefäßkreis tritt bei dieser Spezies, wie das Diagramm zeigt, allermeist Abort einzelner Glieder auf.

Drymaria villosa Cham. ist also ein ebenso sicherer Beweis dafür, daß bei *D. apetala* Bartl. der äußere Staubgefäßkreis ergänzt werden muß, wie dies *Pycnophyllum bryoides* Rohrb. für die anderen *Pycnophyllum*-Arten ist.

Denn daß *Drymaria villosa* trotz des bei ihr im zweiten Staubgefäßkreis auftretenden Aborts nicht von *Drymaria* ausgeschlossen werden kann, zeigt *D. diandra* Blume, bei welcher der äußere Staminalkreis vollkommen als Petalen ausgebildet und bei welcher zugleich im inneren Kreis ebenfalls meistens 3, seltener 2 Staubgefäße ausgefallen sind. Wie bei allen derartigen Aborten in der ganzen Verwandtschaft, außer bei *Anychia* Michx., sind es stets die über dem ersten und zweiten Sepalum liegenden Glieder, welche ausfallen.

Auch für die Gattungen *Cerdia* Moç. et Sess. und *Ortegia* Loeffl. läßt sich daraufhin keine andere Diagramm-Erklärung aufstellen.

Damit ist ein wesentlicher Schritt getan, welcher zur Erklärung der scheinbar haplostemonen Blüten der *Illecebreae* und *Paronychioideae*, sowie im Anschluß daran der Chenopodiaceen und Amarantaceen führt.

Wenn die Chenopodiaceen und Amarantaceen von einer Centrospermen-Gruppe mit reicherem Diagramm abgeleitet werden müssen, und dies ist unbedingt notwendig, wenn diese Familien überhaupt einen phylogenetischen Anschluß gewinnen sollen, so darf ihr Diagramm nicht, wie dies bei Eichler[1]) geschieht, als aus einer ununterbrochenen durch Perianth

1) Eichler l. c. p. 109; vergl. auch Engler, Nat. Pflanzenfam. Nachtr. (1897) p. 364.

und Andröceum hindurch gehenden $^2/_5$ Spirale abgeleitet werden, sondern es muß bei diesen Familien mit ihrem scheinbar einfachen episepalen Andröceum ein äußerer Staubblattkreis ergänzt werden, welcher in regelmäßiger Alternanz mit den Sepala zu denken ist.

Ich stehe mit dieser meiner Ansicht nicht allein, sondern schon Alexander Braun und andere Autoren haben bei Chenopodiaceen und Amarantaceen einen Phyllomkreis zwischen dem Perianth und den Staubgefäßen angenommen.

Damit gewinnt der Typus der 4kreisigen Centrospermen-Blüten wesentlich an Festigkeit, und die 5kreisigen Blüten, welche in diesem Verwandtschaftskreis vorkommen, müssen theoretisch ebenso auf 4kreisige Blüten zurückgeführt werden, wie dies nach meinen hier gegebenen Darstellungen bezüglich der 3kreisigen Blüten der Fall ist.

Doch behaupte ich nicht, daß bei den Amarantaceen und Chenopodiaceen oder auch bei der von Walter aus den Phytolaccaceen ausgeschlossenen Gattung *Microtea* Sw. der erste Staminalkreis in dem Sinn abortiert sei, daß er jemals entwicklungsgeschichtlich an auch noch so jungen Stadien nachgewiesen werden könne. Ich habe nur aus vergleichend morphologischen Gründen die Überzeugung, daß dieser erste Staminalkreis der genannten Familien bei Vorfahren vorhanden gewesen ist; diese Vorfahren haben ihn ebenso verloren, wie dies nachweislich bei den Gattungen *Ortegia* und *Cerdia*, sowie bei *Pycnophyllum convexum* und *P. tetrastichum* und *Drymaria apetala* der Fall war.

Es seien kurz die für die systematische Anordnung der *Polycarpoideae* wichtigen übrigen Blütenmerkmale hier behandelt.

Bei allen *Polycarpoideae* mit Einschluß von *Habrosia* Fenzl und *Sphaerocoma* T. Anders. ist eine Mittelsäule im Ovar vorhanden, welche bei *Habrosia* und *Sphaerocoma* 2, bei *Pycnophyllum* Remy und wenigen *Drymaria*-Arten 3, bei *Polycarpaea* 5, im übrigen ∞ Ovula trägt.

Wie bereits oben betont, ist die Gestalt der Ovula außer bei *Habrosia* und *Sphaerocoma*, wo sie speziell bereits beschrieben wurde, eine vollkommen übereinstimmende. Der Funiculus ist kurz und dick, er setzt in der Mitte des Nucellus an; die Mikropyle ist so stark nach unten gewendet und liegt dem Funiculus so vollkommen an, daß die Ovula, abgesehen von der Insertion des Funiculus, einen durchaus anatropen Eindruck machen. Bei allen Spezies ist das äußere Integument kürzer und schmäler als das an der Mikropyle stark verdickte und vorquellende innere Integument. Hier macht nur *Pycnophyllum bryoides* Rohrb. eine Ausnahme, bei welcher das äußere Integument etwas breiter als das innere ist und dieses überragt.

In dieser Beziehung ist *P. bryoides* überhaupt vollkommen isoliert stehend, denn bei allen von mir untersuchten Caryophyllaceen war sonst das innere Integument länger als das äußere.

Die Pollengestaltung der *Polycarpoideae* ist bei den allermeisten Gat-

tungen, nämlich bei *Polycarpon*, *Ortegia*, *Stipulicida*, *Loeflingia*, *Pycnophyllum*, *Cerdia*, *Sphaerocoma* und *Microphyes* eine außerordentlich übereinstimmende, insofern als 3 Furchen von Pol zu Pol verlaufen. Nur bei der Gattung *Drymaria* kommen Spezies mit Poren- oder Furchenpollen vor.

Die Gattung ist mir daher durch die Inkonstanz der Pollenform ein schweres Ärgernis, und ich würde, wenn dies durch Zuhilfenahme irgend welcher anderer charakteristischer Merkmale sich ermöglichen ließe, dieselbe gerne in mehrere kleinere Gattungen zerspalten; denn ich halte es angesichts der verschiedenen hier vorkommenden Pollenformen, sowie in Berücksichtigung der Tatsache, daß die Gattung kaum einheitliche positive Merkmale aufweist, für wahrscheinlich, daß sie phylogenetisch durch Konvergieren der Entwicklung entstanden ist. Ich bin aber bei meinen Versuchen, mit der Pollenform parallel gehende, anderweitige Merkmale aufzufinden, bisher leider gescheitert.

Bei *Drymaria* finden sich 3 verschiedene Pollenformen: zunächst Furchenpollen von der Art, wie er den *Polycarpoideae* sonst eigen ist, bei *Drymaria arenarioides* Willd., *holosteoides* Benth., *laxiflora* Benth., *molluginea* Didr., *leptophylla* Hemsl., *nodosa* Engelm., *villosa* Cham., *ramosissima* Schlecht., *crassifolia* Benth. Dagegen sind Poren vorhanden, welche in der Art des *Paronychioideae*-Pollens ziemlich groß sind und unregelmäßig die Oberfläche bedecken bei *Drymaria gracillima* Cham., *D. filiformis* Benth. und *D. hirsuta* Bartl. Eine abweichende Pollenform, welche dadurch charakterisiert ist, daß schmale und langgezogene Poren, welche man vielleicht eben so gut als Furchen bezeichnen könnte, die Kanten von Pentagon-Dodekaëdern bilden, findet sich bei *D. villosa* Cham., *D. gracilis* Cham., *D. cordata* A. Gray., *D. tenella* A. Gray.[1]) und *D. longipedunculata*.

Dies Verhalten der Gattung *Drymaria* ist, wie oben bereits betont, angesichts der absoluten Konstanz, welche sonst in der Pollenform der Unterfamilien herrscht, ganz außerordentlich auffallend. Es findet sein Analogon im Verhalten der Gattung *Polygonum* L.[1]), wo gleichfalls, ohne daß eine systematische Verwertung auf phylogenetischer Basis bisher bekannt geworden wäre, mehrere Pollenformen vorliegen.

c. Paronychioideae.

Die Gruppe der *Paronychioideae* ist von den *Polycarpoideae* aufs wesentlichste dadurch unterschieden, daß hier niemals auch nur das Rudiment einer Mittelsäule im Ovar vorkommt. Diese Gruppe möchte ich in dem Sinne, in welchem sie Pax zusammenfaßt, beibehalten, wobei ich nur die *Dysphanioideae* des Paxschen Systems[2]) gleichfalls zu den *Paronychioideae* ziehen möchte.

1) Fischer l. c. p. 57 u. 61.

2) Vergl. Pax l. c. p. 92.

Im Gegensatz zu Pax haben sowohl Bentham und Hooker[1]) wie Baillon[2]) die Gattungen, welche hierher gehören, derart verteilt, daß *Corrigiola*, *Herniaria*, *Gymnocarpus*, *Paronychia*, *Anychia*, *Siphonychia* und *Sclerocephalus* als *Paronychioideae* zusammengefaßt und ihnen die *Pollichioideae* oder, wie sie Baillon nennt, die *Illecebreae* (*Illecebrum*, *Haya*, *Pollichia*, *Achyronychia*, *Acanthonychia*, *Dysphania*) gegenüber gestellt werden.

Bei Baillon wird vergeblich nach einem Unterschied zwischen diesen beiden Unterfamilien gesucht; Bentham und Hooker unterscheiden sie in der Weise, daß den *Paronychioideae* ein ringförmig gekrümmter, den *Pollichioideae* dagegen ein nur über den Rücken des Samens gelegener, wenig gekrümmter Embryo zugesprochen wird.

Tatsächlich ist bei *Illecebrum* Rupp., *Haya* Balf. und *Pollichia* Sol. der Embryo beinah gerade, aber schon bei *Achyronychia* Torr. et Gr. und *Acanthonychia* Rohrb. (*Pentacaena* Bartl.) ist er deutlich gekrümmt und bei *Dysphania* R. Br. kommt die Krümmung derjenigen, welche bei *Corrigiola* L. vorliegt, vollkommen gleich.

So wird man Pax zustimmen bei der Vereinigung der *Paronychieae* im engeren Sinne und der *Pollichieae* zu den *Paronychioideae* im weiteren Sinne.

Die Embryoausbildung mit ihrer größeren oder geringeren Krümmung hat tatsächlich innerhalb der hier behandelten Formenkreise eine geringe systematische Bedeutung.

Wenn ich bei der Behandlung der *Paronychioideae* davon ausgehe, daß ich diejenigen Gattungen, bei welchen die Stamina des äußeren Kreises noch deutlich staminodial ausgebildet, d. h. noch nicht in distinkte Blumenblätter verwandelt oder nicht vollständig abortiert sind, voranstelle, wenn ich also das normale Diagramm Fig. 3*E* als phylogenetischen Ausgungspunkt wähle, so werden von den *Paronychioideae* als ursprünglich anzusehen sein die Gattungen: *Illecebrum*, *Herniaria*, *Siphonychia*, *Sclerocephalus*, *Gymnocarpus* und *Paronychia*. Bei ihnen allen ist der äußere Staminalkreis so klar und so deutlich staminodial ausgebildet, daß an ihrem Anschluß an das Normaldiagramm nicht gezweifelt werden kann.

Bemerkenswert ist dabei, daß bei keiner Paronychioidee eine Umwandlung der Staminodien in Staubgefäße beobachtet werden kann, wie es bei den *Scleranthus*- und *Polycarpeae*-Diagrammen der Fall war. Aus diesem Grunde halte ich die *Scleranthoideae* und *Polycarpoideae* für phylogenetisch niedriger stehend als die *Paronychioideae*. Ob aus diesem Schluß weiter zu folgern ist, daß auch die Mittelsäule im Ovar, welche den Charakter der *Polycarpoideae* bildet, ein Merkmal darstellt, welches auf phylogenetische Ursprünglichkeit hinweist, erscheint zweifelhaft. Es ist das nicht

1) Bentham u. Hooker l. c. p. 13.
2) Baillon l. c. p. 94—97, 101—104.

notwendig, weil bei *Scleranthus* L., welchen ich als ursprünglichste Form der gesamten *Paronychioideae* betrachte, die Mittelsäule fehlt. Doch tritt sie schon bei der mit *Scleranthus* nahe verwandten *Habrosia* Fenzl, wenn auch nur rudimentär, so doch deutlich auf.

Würden die *Paronychioideae* von den *Polycarpoideae* abgeleitet werden müssen, so wären die mit mehreren Ovula versehenen Gattungen *Pollichia* Sol. und *Achyronychia* Torr. et Gr. folgerichtig als ursprünglich anzusehen, die übrigen mit je nur 1 Ovulum im Gynöceum als abgeleitet.

Da dieser Schluß aber wegen der Diagramme und Ovarbildung von *Scleranthus* L. nicht gezogen werden kann, sind wir bezüglich der Anordnung der *Paronychioideae*-Gattungen auf die Diagramme in Kombination mit der Ausbildung des Rezeptakulums angewiesen.

Deutlich staminodial ausgebildet ist der erste Andröcialkreis bei den Gattungen *Herniaria*, *Paronychia*, *Gymnocarpus*, *Sclerocephalus*, *Siphonychia*, *Illecebrum* und bei *Achyronychia Cooperi*.

Auf diese Gattungen mit Ausnahme von *Illecebrum* L. und *Achyronychia Cooperi* Gray paßt zur Illustration ihres Blütenbaues das Diagramm Fig. 5*E* vollständig, wobei die Ovarien von *Paronychia* Juss., *Siphonychia* Torr. et Gr. und *Herniaria* L., soviel ich entscheiden kann, regelmäßig 2 Karpellblätter, diejenigen der übrigen 3 Karpellblätter aufweisen.

I. Pollichieae.

1. **Achyronychia** Torr. et Gray.

Reduktionen kommen bei der Gattung *Illecebrum* Rupp. und bei *Achyronychia Cooperi* A. Gray regelmäßig vor, in der Weise, daß bei *Illecebrum verticillatum* L. stets nur 2 Staubgefäße zur Ausbildung gelangen und zwar (Fig. 5*F*) die über das vierte und fünfte Tepalum fallenden.

Bei *Achyronychia Cooperi* A. Gray liegen noch kompliziertere Verhältnisse vor, deswegen, weil hier die Staminodien des äußeren Kreises in Dédoublement eintreten. Diese Staminodien stellen ganz schmal-lineale fadenförmige Gebilde dar, welche meist in Büscheln zu 3 neben einander stehen und in ihrer Gesamtheit deutlich alternisepale Stellung besitzen.

Das normale Diagramm von *A. Cooperi* A. Gray ist als Fig. 6*A* hier gezeichnet. Die Reduktion im Staminalkreis ist eine sehr starke, derart, daß nur ein einziges Staubgefäß übrig bleibt.

Daß es sich hier bei diesem Diagramm tatsächlich um Dédoublementserscheinungen im äußeren Staminalkreis handelt, beweisen Fig. 6*B* und 6*C*, von welchen die erstere das Diagramm Fig. 6*A* nur insofern verändert darstellt, als an Stelle eines Staminodialbündels ein einfaches großes Staminodium ausgebildet ist. In Fig. 6*C* ist eine Variante dargestellt, bei welcher das Dédoublement nicht 3, sondern 2 Gebilde geliefert hat. Ein weiteres Diagramm Fig. 6*D* ist dadurch höchst auffällig, daß 2 Staub-

gefäße zur Ausbildung gelangt sind und zwar sind es wieder die über dem vierten und fünften Perianthblatt stehenden.

Ich erinnere hier daran, daß transversales Dédoublement in den ganzen von mir hier behandelten Formenkreisen der Caryophyllaceen nur bei *Scleranthus* L. bisher gefunden wurde, hier aber (Fig. 1 *D* und 1 *E*) in besonderer Häufigkeit vorkommt.

Mit diesem diagrammatischen Verhalten läuft bei der Gattung *Achyronychia* Torr. et Gray noch ein anderes höchst wichtiges morphologisches Vorkommen Hand in Hand, nämlich die deutliche Unterständigkeit des Ovars, in der Weise, daß wie bei *Scleranthus* L. das Ovar tief in ein trichterförmiges Rezeptakulum versenkt ist.

Ich möchte auf diese Verhältnisse besonders hinweisen und bin der Meinung, daß derartige wichtige Merkmale die Differenz, welche zwischen den Gattungen *Scleranthus* L. und *Achyronychia* Torr. et Gray bezüglich des Vorhandenseins resp. Fehlens der Nebenblätter besteht, wohl aufzuwiegen imstande sind.

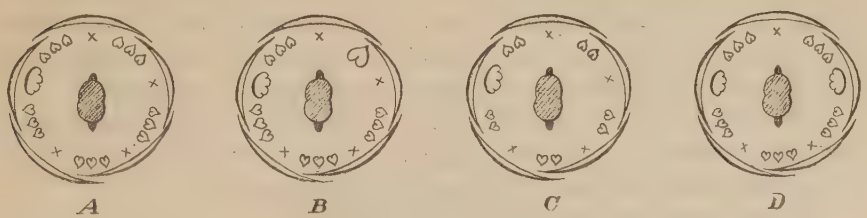

Fig. 6. *Achyronychia Cooperi* A. Gray.

Wesentlich verschieden sind die beiden Gattungen *Scleranthus* L. und *Achyronychia* Torr. et Gr. nur in der Zahl und Ausbildung ihrer Ovula, derart, daß bei *Scleranthus* L. die oben beschriebenen Verhältnisse, so die obere Mikropyle vorliegt, während bei *Achyronychia* Torr. et Gr. 2—4 Ovula vorkommen, deren Funiculus kurz und dick ist und deren Mikropyle nach unten sieht. Die Ovula von *Achyronychia* Torr. et Gr. sind deutlich anatrop.

Die Pollengestaltung von *Achyronychia* erinnert durch das Vorhandensein einer großen Anzahl großer Poren sehr an den Pollen von *Scleranthus* L.; die Exine ist nicht mit typischer Skulptur bedeckt, genau ebenso wie es bei den oben angeführten australischen *Scleranthus*-Arten auch nicht der Fall war.

Bei *Achyronychia Parryi* Hemsl., welche hier im Anschluß an *A. Cooperi* A. Gray behandelt sein mag, sind die diagrammatischen Verhältnisse anders, insofern als hier kein Dédoublement im alternisepalen Kreis vorliegt, sondern dieser zu 5 kleinen Blumenblättern ausgebildet ist. Auch die Staubgefäße sind regelmäßig in 5 Zahl vorhanden, die Karpellblätter in 3 Zahl, wie die 3 wohl ausgebildeten Narben zeigen.

Pax deutet bereits an, daß *Achyronychia* mit ihren beiden Spezies wohl in 2 Genera zerlegt werden könnte, und ich stimme ihm, was die diagrammatischen Verhältnisse anbetrifft, darin bei. Allein die Mehrzahl der Ovula wie die Ausbildung des Rezeptakulums würde diese Gattungen so genähert erscheinen lassen, daß mit einer Spaltung von *Achyronychia* nicht viel gewonnen würde.

2. **Pollichia** Sol.

Eine ähnliche Reduktion im Staminalkreis wie bei *A. Cooperi* Gray findet sich auch bei der Gattung *Pollichia* Sol. Wie Fig. 7*A* (*P. campestris* Sol.) zeigt, sind hier ebenso wie bei *Achyronychia Parryi* Hemsl. Blumenblätter vorhanden; an *A. Cooperi* Gray erinnert das Diagramm dadurch, daß 4 Staubgefäße ausgefallen sind. Nur in der Stellung des einen vorhandenen Staubgefäßes ist gegenüber *A. Cooperi* ein wesentlicher Unterschied vorhanden, insofern als dieses stets über dem ersten Sepalum steht. Damit nimmt *Pollichia* überhaupt in dem von mir behandelten Formenkreis eine sehr eigentümliche Stellung ein; nur bei *Anychia* Rich. kommt es noch vor, daß gleichfalls die Stelle über Sepalum 1 nicht durch Abort ausgezeichnet ist, während sonst überall, wenn Abort im Staminalkreis vorliegt, derselbe sich gerade auf den Platz vor Sepalum 1 erstreckt.

Ovula und Pollen von *Pollichia* Sol. sind mit *Achyronychia* Gray wohl übereinstimmend, abgesehen davon, daß die Poren bei *Pollichia* Sol. etwas kleiner und zahlreicher sind als bei *Achyronychia.*

Der Fruchtknoten ist unzweifelhaft oberständig.

Die hier dargestellten Merkmale, besonders die mehreren Ovula, welche sich bei der Gattung *Pollichia* und *Achyronychia* finden, zwingen dazu, diese beiden Gattungen unter sich als näher verwandt anzusehen und sie in eine besondere Untergruppe der *Pollichieae* zu einigen, welche aber in ihrem Umfang weit enger ist, als die gleichnamige Gruppe bei Bentham und Hooker, und mit ihr nicht verwechselt werden darf. Diese Gruppe der *Pollichieae* halte ich für nächst verwandt mit den *Scleranthoideae* und für das Bindeglied zwischen diesen und den *Polycarpoideae.*

II. Dysphanieae.

Aus dem großen Rest der *Paronychioideae*-Gattungen seien zunächst nun 2 Formen herausgegriffen, welche durch ein höchst charakteristisches Merkmal sich mit einander als verwandt erweisen, nämlich durch die klappige Präfloration ihrer Sepala.

Dieses Merkmal kommt den beiden Gattungen *Illecebrum* L. und *Dysphania* R. Br. zu, alle übrigen *Paronychioideae* wie auch die *Polycarpoideae* haben quincunciale, dachige Knospenlage.

Bei beiden Gattungen zeigen die Sepala zugleich eine Form, welche sonst nirgends in der ganzen Verwandtschaft vorkommt: sie sind stark aus-

gehöhlt und kapuzenartig ausgestaltet, wobei der Rücken bei *Illecebrum* L. lang, bei *Dysphania* R. Br. kurz in ein nach oben gerichtetes, stachelförmiges Gebilde ausläuft.

In der diagrammatischen Ausbildung sind diese beiden Gattungen insofern wesentlich verschieden, als, wie oben in Diagramm Fig. 5 *F* dargestellt, bei *Illecebrum* regelmäßig 5 Zahl und ebenfalls regelmäßig Staminodien vorhanden sind, bei *Dysphania* R. Br. dagegen die Blüte durch alle Kreise nach der 3- oder 2 Zahl gebaut ist und der Staminodien vollständig entbehrt (Fig. 7 *B*). Bei beiden Gattungen sind Reduktionen im Staminalkreis vorhanden, welche bei *Dysphania* R. Br. aber wie Fig. 7 *C* zeigt, nicht regelmäßig sind, während bei *Illecebrum* stets nur 2 Staubgefäße zur Ausbildung gelangen.

Weder in der Ausbildung der kampylotropen Ovula, noch in derjenigen des Porenpollens ist ein wesentlicher Unterschied zwischen *Illecebrum* L. und *Dysphania* R. Br. zu beobachten; bezüglich der Angabe, daß bei

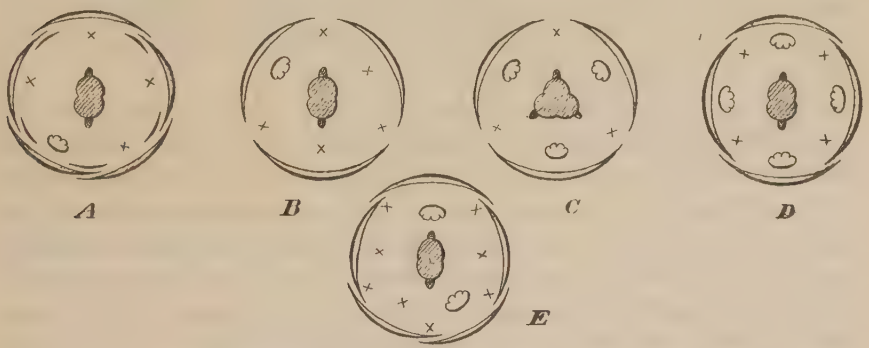

Fig. 7. *A Pollichia campestris* Sol.; *B, C Dysphania* R. Br.; *D Pteranthus* Forsk.; *E Anychia* Rich.

Dysphania Nebenblätter vollständig fehlen, bin ich zweifelhaft. Die Verhältnisse sind hier sehr schwierig zu untersuchen, weil an den entwickelten Pflanzen rings um jedes Blatt herum, nicht nur in dessen Achsel, sondern seitlich davon große Mengen von Blüten stehen, welche die Verhältnisse verschleiern. Ich bin nicht sicher, ob bei wenigerblütigen Exemplaren von mir an den Ansatzstellen der Blattstiele rechts und links gesehene Höcker als Nebenblätter zu deuten sind oder nicht. Jedenfalls kann ich nach meinen Untersuchungen nicht mit Bestimmtheit sagen, daß Nebenblätter fehlen.

Aus den angeführten Gründen halte ich die Gattungen *Illecebrum* und *Dysphania* für sehr nahe stehend und möchte sie gleichfalls zu einem besonderen Formenkreis vereinigen, für welchen ich den Paxschen Namen »*Dysphanieae*« wähle, weil die Illecebreen Baillons einen wesentlich größeren Formenkreis umfassen.

III. Paronychieae.

Im vorhergehenden habe ich nach den Merkmalen der Rezeptakulum-Ausbildung und der Präfloration 4 Gattungen aus dem Gros der *Paronychioideae* herausgenommen. So bleiben als weiter zu behandelnder Rest die Gattungen *Herniaria*, *Paronychia*, *Gymnocarpus*, *Sclerocephalus*, *Siphonychia*, sowie *Corrigiola*, *Haya*, *Acanthonychia* (*Pentacaena*) und *Anychia*.

Von diesen Gattungen sehe ich die ersten 5 (auf sie paßt das Diagramm Fig. 5*E*) als ursprünglich an, weil bei ihnen der alternisepale Kreis deutlich staminodial ausgebildet ist, d. h. in seiner Gestalt noch an die Entstehung aus Staubgefäßen erinnert; für *Corrigiola*, *Haya*, *Acanthonychia* dagegen ist Diagramm Fig. 3*D* zutreffend; hier ist der alternisepale Kreis als Petalen entwickelt.

Bei *Anychia* Rich. (Fig. 7*E*) zeigt sich die entgegengesetzte Entwicklung des alternisepalen Kreises; hier ist er vollkommen abortiert, dementsprechend ist auch die Blüte von *Anychia* Rich. weniger ursprünglich als diejenige von *Herniaria* L. usw.

Auf die Tatsache, daß bei *Anychia* Rich. die über dem ersten und zweiten Sepalum gelegenen Staubgefäße erhalten, die übrigen abortiert sind, habe ich bereits hingewiesen.

Zwei Abweichungen, welche sich in der zuletzt genannten Gruppe, den *Paronychieae*, welche die Gattungen *Herniaria*, *Corrigiola*, *Gymnocarpus*, *Paronychia*, *Siphonychia*, *Sclerocephalus*, *Haya*, *Acanthonychia* und *Anychia* umfaßt, vorfinden, seien hier noch erwähnt. Es unterscheidet sich *Haya* Balf. von allen übrigen Gattungen dieser Gruppe durch Furchenpollen, und zwar besitzt sie den normalen Pollen der *Polycarpoideae*.

Die Gattung *Corrigiola* L. allein ist ausgezeichnet durch obere Mikropyle, während bei allen anderen Formen dieser Gruppe die Mikropyle nach unten gerichtet ist.

Die Gestaltung des Ovulums von *Corrigiola* L. ist aber derart, daß es mit den gleichfalls oben geschilderten *Scleranthus*- sowie *Habrosia*- und *Sphaerocoma*-Ovula nicht auf gleiche Stufe gestellt werden kann. Bei *Corrigiola* L. ist der Funiculus ganz außerordentlich lang und krümmt sich schwanenhalsförmig, $^3/_4$ Kreisbogen beschreibend, wieder nach seiner Ansatzstelle zurück. Er streckt das Ovulum, dessen Chalaza der Mikropyle beinahe vollständig entgegengesetzt ist, dadurch nach oben. Dementsprechend ist es nur die abnorme Länge des Funiculus, welche bei *Corrigiola* L. zur Bildung einer oberen Mikropyle führt, nicht aber ein tiefer greifender Unterschied in der Anlage dieses Organs.

d. Pteranthoideae.

Von den *Pteranthoideae* habe ich nur die Gattungen *Cometes* L. und *Pteranthus* Forsk. untersuchen können, während *Dicheranthus* Webb mir nicht zur Verfügung stand.

Auch diese höchst merkwürdige Gruppe geht in ihrem Blütenbau unzweifelhaft auf das Normaldiagramm zurück. Bei *Cometes* L. sind nämlich in der 5zählig gebauten Blüte die alternisepalen Glieder meist als kleine, spatelförmige Blumenblätter ausgebildet, häufig zeigen sie aber auch staminodiale Gestalt oder fehlen unter Umständen vollständig. Der episepale Kreis ist stets vollständig fertil ausgebildet.

Die Gattung *Pteranthus* (Fig. 7 *D*) ist die einzige in der Blüte 4zählige Form, welche in der ganzen Verwandtschaft gefunden ist. Der Einsatz der Sepalen nach den Vorblättern ist normal, der alternisepale Kreis ist vollkommen ausgefallen, der episepale vollkommen entwickelt.

Im Ovarbau (Mikropyle des einzigen Ovulums nach unten) sowie in dem mit 3 polaren Furchen versehenen Pollen und dem geraden Embryo sind die Gattungen *Cometes* L. und *Pteranthus* Forsk. vollkommen gleichmäßig ausgebildet; sie stehen, was der Bau ihres Pollens beweist, den *Polycarpoideae* am nächsten, und zwar sind es die Gattungen *Polycarpon* und *Ortegia*, bei welchen sich die gleiche Embryoform vorfindet und an welche ungezwungen der Anschluß der *Pteranthoideae* erfolgen kann. Der wesentliche Charakter ist, wie von allen Autoren hervorgehoben wird, die Ausbildung ihrer dichasialen Blütenstände in der Weise, daß nur die Endblüte hermaphrodit und vollkommen entwickelt ist, während die Seitenblüten infolge von Reduktion der Ovarien männlich funktionieren.

II. Die Anatomie der Scleranthoideae, Polycarpoideae, Paronychioideae und Pteranthoideae.

Die Zusammenstellung der anatomischen Verhältnisse, wie sie in den von mir behandelten Gruppen gefunden wurden, ist bei Solereder[1] an zwei verschiedenen Stellen, nämlich bei den Caryophylleen für die *Polycarpoideae* (p. 122—126) und für die *Illecebraceae* p. 733 zu suchen.

Als Gruppencharaktere sind zu betrachten das Fehlen der Markstrahlen, welche, wie schon Solereder betont, bei den Illecebreen (Paronychioideen) nirgends aufgefunden wurden und welche nach meinen Untersuchungen auch den *Polycarpoideae* vollkommen abgehen; einfache Gefäßdurchbrechung und stetes Fehlen von Raphiden. Innere Sekretbehälter fehlen vollständig; soweit Drüsenhaare vorhanden sind, bestehen sie aus einem einzelligen Stiel mit köpfchenartig angeschwollener Endzelle.

1) H. Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen (1899.)

Diesen bisher bekannten Merkmalen möchte ich noch einige andere hinzufügen, welche zwar nicht für den ganzen Formenkreis ohne Ausnahme zutreffen, aber doch so häufig sind, daß sie hier Erwähnung finden müssen.

Zunächst habe ich überall, wo ich Wurzeln von genügendem Alter untersuchen konnte, in denselben anomales Dickenwachstum aufgefunden. Bei *Corrigiola littoralis* L. ist dieses anomale Dickenwachstum bereits von Lohrer[1]) nachgewiesen worden, auch bei *Polycarpaea* Lam. wurde bereits anomales Dickenwachstum der Achse aufgefunden. Die bei den genannten Formen beobachtete Erscheinung tritt in der Weise auf, daß in der Rinde außerhalb des ursprünglichen Zentralzylinders ein sekundäres Meristem entsteht, welches genau ebenso wie das primäre Meristem nach außen Phloem, nach innen Xylem ablagert.

Bei den Bildern, wie ich sie in älteren Wurzeln vieler Gattungen beobachtet habe, wechseln Ringe von verholztem Gewebe mit solchen von unverholztem ab und umgeben den Zentralzylinder. Solche Ringe können auf zwei verschiedene Weisen zustande kommen: einmal so, daß, wie dies Solereder[2]) für den Stammbau gewisser *Acanthophyllum*-Arten beschreibt, das normale Wurzelkambium abwechselnd Binden von verholztem prosenchymatischem und von unverholztem parenchymatischem Gewebe bildet. In diesem Falle liegt nur normales, wenn auch in seiner Eigentümlichkeit besonders hervorzuhebendes Dickenwachstum vor. Als Holzgewebe werden die Parenchymbinden in diesem Fall dadurch erkannt, daß kleine Spiraltracheen eingestreut sind.

Derartige Einlagerungen fehlen nach meinen Untersuchungen den anomal gebauten Wurzeln vollständig, im Gegenteil zeigen sie sich zusammengesetzt aus alternierendem Xylemstreifen und durch die Kleinheit der Zellen deutlich erkennbaren Phloemstreifen. Auch wurde in mehreren Fällen die Anlage von sekundärem Meristem in der Rinde beobachtet. Es ist also nur die zweite Möglichkeit für die Bildung derartiger konzentrischer Streifen hier offen: daß nämlich jedes Xylemband einem neu gebildeten, nach einiger Zeit seine Tätigkeit wieder einstellenden Ringkambium die Entstehung verdankt.

Die Verhältnisse habe ich so getroffen bei alten Wurzeln der Gattungen: *Corrigiola*, *Pollichia*, *Achyronychia*, *Acanthonychia*, *Dysphania*, *Haya*, *Polycarpon*, *Ortegia*, *Pycnophyllum*, *Cerdia*, *Polycarpaea*[3]), *Stipulicida* und *Cometes*.

In Anbetracht der Tatsache, daß nur alte Wurzeln diese Verhältnisse zeigen und daß solche bei perennierenden Arten nur selten, ja bei strauchartigen niemals in den Herbarien vorkommen, sowie in Erwägung dessen, daß die Wurzeln einjähriger Arten dieses charakteristische Merkmal meist

1) Vergl. Solereder l. c. p. 734.

2) Solereder l. c. p. 125.

3) Hier schon von Solereder l. c. p. 126 beschrieben.

nicht ausbilden können, bin ich der Überzeugung, daß das anomale Dickenwachstum der Wurzeln ein allgemeiner Charakter der von mir behandelten Formenkreise ist.

Ich sehe in diesem Verhältnis eine gewichtige Bestätigung der Ansichten, daß nahe Verwandtschaftslinien die von mir geschilderten Caryophyllaceen einerseits mit den Amarantaceen und Chenopodiaceen, andererseits mit den *Phytolaccaceae* tatsächlich verknüpfen.

Eine Abweichung im anomalen Wurzelbau habe ich nur bei *Corrigiola squamosa* Hook. gefunden. Bei dieser auch in anderer Beziehung von der Gattung *Corrigiola* abweichenden Art sind es keine geschlossenen Kreise, welche von den neuen Kambien dargestellt werden, sondern es entstehen ganz schmale Kambialinseln da und dort in der Rinde, welche nur gleichfalls eng begrenzte Gefäßbündel in normaler Lagerung erzeugen.

Dadurch erhält der Wurzelbau ein Ansehen, wie wie wir ihn von den Monokotylen-Stämmen her gewöhnt sind, während bei ringförmig geschlossenen Kambien, wie sie sonst bei *Corrigiola* auftreten, trotz der Abnormität der dikotyle Habitus des Wurzelbaues gewahrt bleibt.

Trotz dieser physiognomischen Verschiedenheit handelt es sich nur um eine geringe Modifikation desselben Typus des anomalen Wurzelzuwachses.

Im Gegensatz zur Wurzel ist anomaler Stammbau innerhalb der von mir behandelten Gruppen wesentlich seltener. Aufgefunden ist derselbe bisher bei *Pollichia* und *Corrigiola*[1]). Ich kann noch die Gattung *Cometes* hinzufügen.

Ich möchte darauf hinweisen, daß im Gegensatz zu den Wurzeln die sekundären, tertiären usw. Kambien im Stengel niemals vollkommen geschlossen sind, sondern, wenn sie auch kreisförmig angeordnet sind, trotzdem immer noch durch schmale Bänder von Rindenparenchym getrennt bleiben.

So entstehen sekundäre, tertiäre usw. Holzkörper, die aussehen, als ob sie von Markstrahlen durchsetzt seien, was in Wirklichkeit nicht der Fall ist.

Betont sei, daß nach Walters[2]) Untersuchungen auch bei den *Phytolaccaceae* anomaler Stengelbau etwas seltener ist als anomaler Wurzelbau; es mag dies damit zusammenhängen, daß bei beiden Familien die perennierenden Arten häufiger unterirdisch als oberirdisch ausdauern.

Ein weiterer fast allgemein gültiger Charakter ist der zentrische Blattbau, welcher hier derart vorherrscht, daß nur in der einzigen Gattung *Siphonychia* Torr. et Gr. bifazialer Blattbau mit deutlich zweischichtigem Palisadengewebe vorkommt, während sonst überhaupt nirgends deutlich entwickeltes Palisadengewebe gefunden wurde.

Der bifaziale Bau des Blattes geht aber auch bei *Siphonychia* nicht

1) Solereder l. c. p. 734.
2) Walter l. c. p. 60.

so weit, daß hier nicht die Spaltöffnungen auf beiden Seiten des Blattes sich in ungefähr gleicher Reichlichkeit vorfänden. Die beiden Blattseiten gemeinsamen Spaltöffnungen sind ein Charakter unserer Gruppe, welcher keine Ausnahme erfährt.

Auch die Ausbildung der Spaltöffnungen ist von Interesse und von bedeutendem systematischen Wert.

Solereder [1]) hat bereits darauf hingewiesen, daß bei sämtlichen Illecebreen die Spaltöffnungen von 3—5 Nebenzellen umgeben sind, während bei den Caryophylleen im engeren Sinne ein ganz besonderer Spaltöffnungstypus vorliegt. Dieser Typus besteht darin, daß die Spaltöffnungen der Caryophylleen mit reicherem Diagramm stets mit 2 zum Spalt quergelagerten Nebenzellen versehen sind. Die mikroskopischen Bilder zeigen, daß die Spaltöffnungen, von der Quertrennungswand der Zellen ausgehend, aus denselben herausgeschnitten sind.

Dieser außerordentlich charakteristische Spaltöffnungstypus wurde von Solereder [2]) bereits für *Scleranthus* L. angegeben. Ich kann als neu hinzufügen, daß auch *Habrosia* Fenzl den gleichen Typus zeigt.

Alle übrigen Caryophylleen mit einfachem Diagramm, also sämtliche *Polycarpoideae*, *Paronychioideae* und *Pteranthoideae* besitzen diesen Typus nicht.

Dies Resultat meiner Untersuchung erscheint mir wichtig zu sein. Es zeigt zunächst, daß *Habrosia* Fenzl mit Recht zu den *Scleranthoideae* gestellt ist; dann läßt es darauf schließen, daß die *Scleranthoideae* tatsächlich besonders nahe Verwandtschaft mit den Caryophylleen mit reicherem Diagramm besitzen.

Ich bin dementsprechend berechtigt gewesen, gerade von dieser Gruppe aus, welche zwischen den Hauptzweigen der Caryophylleen in der Mitte steht und mit beiden enge Verwandtschaftsbeziehungen zeigt, meine diagrammatischen Ableitungen begonnen zu haben.

Über die Ablagerung des oxalsauren Kalkes wurde oben bereits bemerkt, daß, und dies Merkmal ist von großer systematischer Bedeutung, Raphiden von Kalkoxalat nirgends vorkommen.

Formen ohne Kalkoxalat wurden nicht gefunden. Das fast konstante Vorkommen dieses Salzes zeigt sich in reichgliedrigen Drusen von oft sehr bedeutendem Umfang. Normal ausgebildete Einzelkristalle von Kalkoxalat fehlen durchaus, dagegen kommt es vor, daß z. B. im oberen Teil der Fruchtblätter die Zellen beinah vollständig mit brockenförmigen Oxalatkristallen, welche keine Drusennatur haben, angefüllt sind; ich habe sie beobachtet bei *Paronychia* und *Illecebrum*.

Wesentlich verschieden ist davon das Vorkommen von Kristallsand bei

1) Solereder l. c. p. 122 u. 733.

2) Solereder l. c. p. 733.

den Gattungen *Gymnocarpus* Forsk. (hier schon von Solereder[1]) angegeben) sowie bei *Dysphania*.

Hier ersetzt der Kristallsand, welcher typisch ausgebildet ist und aus feinen Körnchen besteht, die Drusen vollständig. Eine nähere Verwandtschaft zwischen *Dysphania* R. Br. und *Gymnocarpus* Forsk., auf welchen der gemeinsame Besitz von Kristallsand hinweisen könnte, wurde in anderer Beziehung, wie oben dargelegt, nicht gefunden. Die nach meiner Meinung mit *Dysphania* verwandte Gattung *Illecebrum* L. zeigt die normalen Oxalatdrusen.

Die Epidermis ist insofern verschieden, als sich bei *Habrosia*, *Cometes*, *Pteranthus*, *Illecebrum*, *Pollichia*, *Acanthonychia*, *Ortegia*, *Drymaria*, *Cerdia*, *Stipulicida*, *Microphyes*, *Sphaerocoma*, *Anychia*, *Siphonychia*, *Sclerocephalus* und *Gymnocarpus* gerade Zellwände, bei *Scleranthus* zuweilen, bei *Achyronychia*, *Dysphania*, *Haya*, *Polycarpon*, *Paronychia*, *Herniaria* und *Corrigiola* durchgehends undulierte vorfinden.

Die Epidermis der Blätter ist immer von einer mehr oder weniger dicken Kutikula bedeckt, die in den meisten Fällen gestreift, bei *Acanthonychia* schwach punktiert ist. Bei *Illecebrum* ist die Punktierung eine so starke, daß man direkt von der Kutikula aufgesetzten Knöpfchen sprechen kann. Diese Ausbildung ist ein anatomisches Merkmal ersten Ranges für diese Gattung.

Mit Ausnahme der Gattung *Pollichia*, bei welcher bereits das Vorhandensein zweiarmiger Haare nachgewiesen war, sind bisher in dem von mir behandelten Formenkreis nur einfache einzelreihige Deckhaare, sowie Drusenhaare von oben beschriebenem Charakter gefunden worden.

Über die zweiarmigen Haare von *Pollichia*[2]) möchte ich der bisher gegebenen Beschreibung noch hinzufügen, daß die Arme häufig nochmals oder noch zweimal gabelig verzweigt sind. Diese dünnwandigen und infolge des Schwindens des Zellsaftes mit Luft gefüllten, vielfach verbogenen und geknickten Haare schließen sich durchaus dem Typus derjenigen an, welche bei vielen Kompositen als schneeweiße Blattbedeckung bekannt sind und welche nach einer noch nicht publizierten Arbeit von Baumert[3]) als dichter Belag besonders geeignet sind, bedeutende Mengen des einfallenden Lichtes zu zerstreuen.

Bei *Drymaria* wurden nur Drüsenhaare, keine Deckhaare gefunden; auch bei *Dysphania* fehlen nach meinen Untersuchungen die Deckhaare vollkommen.

Den beiden genannten Haartypen möchte ich noch eine weitere hinzufügen, nämlich Büschelhaare, genau von der Form und Ausbildung, wie sie

---

1) Solereder l. c. p. 733.

2) Solereder l. c. p. 733.

3) Untersuchungen über den Lichtschutz bei grünen Blättern.

bei den Malvaceen häufig sind. Diese finden sich bei *Stipulicida* und *Polycarpaea*, was zugleich ein Anzeichen für nahe Verwandtschaft dieser beiden Gattungen ist.

Variationen finden sich weiter in dem Vorhandensein oder Fehlen der Sklerenchymbekleidung der Gefäßbündel des Blattes.

Überhaupt kein Sklerenchym zeigt sich bei der ganzen Gruppe der *Paronychioideae* mit Ausnahme von *Acanthonychia*, wo sich auf beiden Seiten des Blattes eine Sklerenchymscheide findet. Weiter fehlt es bei den *Pteranthoideae*, bei *Pollichia*, *Achyronychia*, *Dysphania*, *Loeflingia* und bei den *Polycarpoideae*, ausgenommen bei *Polycarpon*, *Ortegia*, *Drymaria* und *Cerdia*.

Bei den *Scleranthoideae* und bei *Illecebrum* wurde auf der Oberseite des Blattes eine 3—4 reihige Sklerenchymfasergruppe beobachtet.

Während in den Blättern das Sklerenchym meistens fehlt, ist es in dem Stamm als geschlossener oder offener Ring bis auf zwei Ausnahmen (*Microphyes* und *Gymnocarpus*) ständig vorhanden. Ab und zu treten auch einzelne im Bast zerstreut liegende Sklerenchymfasern (*Acanthonychia*, *Dysphania*, *Cerdia*) auf.

Die Angabe von Christ[1]), daß bei *Drymaria* im allgemeinen eine besondere Ausbildung des Sklerenchymringes in der Weise vorhanden sei, daß derselbe sich dicht unter der Oberfläche befinde, während sonst bei den von mir behandelten Gattungen Sklerenchym, wenn es vorhanden ist, dem Kambium genähert auftritt, ist nicht für alle Spezies dieser Gattung durchgehend. Ich habe die von Christ beobachtete Eigentümlichkeit nur bei *D. cordata* A. Gray und *D. apetala* Bartl. gefunden. Bei *D. arenarioides* Willd. und anderen Spezies dagegen nimmt das Sklerenchym die normale Lage ein.

Überblicken wir die im vorigen aufgeführten Merkmale nochmals, so zeigt es sich, daß eine ziemliche Anzahl von Charakteren für die gesamte Gruppe der Caryophylleen mit einfachem Diagramm konstant und charakteristisch ist, daß aber nur die Bildung der Spaltöffnungen es erlaubt, innerhalb dieser Gruppe anatomische Unterschiede systematischer Art, welche weitere Bedeutung als Generaunterschiede besäßen, aufzustellen.

Die *Polycarpoideae*, *Paronychioideae* und *Pteranthoideae* sind anatomisch nicht wesentlich geschieden, die *Scleranthoideae* dagegen durch die Bildung ihrer Spaltöffnungen, welche mit derjenigen übereinstimmt, die die Caryophylleen mit reichem Diagramm aufweisen, vortrefflich charakterisiert.

1) Christ, Vergl. Anat. des Laubst. der Caryoph. und Saxifrageen. Diss. Harburg 1887.

B. Allgemeiner Teil.

Zusammenfassung.

Nach meinen Darstellungen der Blütenmorphologie kann es keinem Zweifel unterliegen, daß Schumann mit seinem oben angeführten Ausspruch, daß unüberbrückbare diagrammatische Lücken zwischen den Caryophylleen-Genera klaffen, wenigstens was die von mir behandelten Gruppen betrifft, durchaus unrecht hat.

Sämtliche Diagramme der von mir behandelten Gattungen lassen sich ungezwungen und mit Sicherheit auf ein Diagramm zurückführen, welches auch demjenigen der Phytolaccaceen entspricht und welches aus einem 5zähligen Perianth, 2 alternierenden 5zähligen Staminalkreisen und einem einfachen Gynöcealkreis besteht. Diese 4Kreisigkeit der Blüte stellt den Typus der Centrospermen-Blüte dar; von ihr aus entwickelt sich, wie innerhalb der von mir behandelten Gruppe mit Sicherheit nachgewiesen werden kann, sowohl ein 5kreisiges Diagramm dadurch, daß seriales Dédoublement des äußeren Staminalkreises auftritt, wie auch eine 3kreisige Blüte, indem der äußere Staminalkreis vollkommen abortiert.

Wie sich also die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm direkt den Phytolaccaceen anschließen, so bieten sie die Möglichkeit, sowohl die Silenoideen und Alsineen, also die Caryophyllaceen mit 5kreisiger Blüte, als auch die Chenopodiaceen und Amarantaceen, die Centrospermen mit typisch 3kreisigen Blüten an sich anzuschließen.

Die von mir behandelten Gruppen sind dementsprechend als phylogenetischer Knotenpunkt anzusehen und systematisch von außerordentlich großem Interesse.

Die ursprünglichsten Gattungen derselben stellen die *Scleranthoideae* dar; sie zeigen das ursprünglichste, dem der Phytolaccaceen am meisten genäherte Diagramm. Zugleich zeigen die *Scleranthoideae* in der Ausbildung ihrer Spaltöffnungen ein Merkmal, welches sie den Sileneen und Alsineen besonders nähert. Dementsprechend würden diese Gruppen nicht von den *Polycarpoideae* und *Paronychioideae* abzuleiten sein, sondern die Gabelung würde bereits unterhalb der *Scleranthoideae* anzunehmen sein, wobei die *Scleranthoideae* die Basis des Astes darstellen, welcher im weiteren Verlauf zu den Caryophylleen mit 5kreisigem Diagramm führt.

Ein Zweifel in dieser Beziehung ist nur wegen der oben geschilderten ganz besonderen Ausbildung des Ovulums bei *Scleranthus* möglich. Immerhin ist diese Besonderheit nicht so groß, daß sie gegenüber den vereinigenden Momenten sehr in Anschlag gebracht werden könnte, besonders da die gleiche Ovulumform bei der zweifellos verwandten *Habrosia* nicht auftritt.

Zwischen *Scleranthus* und *Habrosia* ist deutlich ein Abschnitt vorhanden, welcher noch nicht völlig überbrückt ist; von *Habrosia* aus aber

findet der Anschluß an *Drypis* Mich. und durch diese an die Caryophyllaceen mit 5kreisigem Diagramm zweifellos statt.

Auch bei der interessanten Gattung *Drypis* Mich. sind nämlich die Spaltöffnungen genau ebenso wie bei den *Scleranthoideae* gebaut, d. h. sie zeigen denjenigen Typus, welcher bisher allgemein als Caryophylleen-Typus bezeichnet worden ist. Ebenso wie bei *Habrosia* ist eine Mittelsäule vorhanden, von welcher sich 3 Ovula abzweigen. Nur geht bei *Drypis* diese Mittelsäule durchs ganze Ovar, während sie bei *Habrosia* sehr viel kürzer bleibt. Die Bildung der Ovula bei *Drypis* ist eine ähnliche wie bei *Habrosia*, nur ist die Mikropyle nach unten gerichtet. Im Diagramm von *Drypis* Mich. wird der äußere Staminalkreis durch 5 zwar sehr schmale, aber doch ziemlich große Petala ersetzt. Der Pollen hat Poren wie bei *Habrosia* und den australischen *Scleranthus*-Arten.

Dadurch, daß ich hier auf die nahe Verwandtschaft der *Scleranthoideae* und *Drypideae* aufmerksam mache, wird der Anschluß der *Scleranthoideae* an die Caryophylleen mit 5kreisigen Blüten gewonnen, denn daß *Drypis* mit den letzteren besonders nahe verwandt ist, wird von allen Bearbeitern der Familie angenommen; ich schließe mich nach meinen Untersuchungen dieser Meinung an.

Vor allem die Ausbildung des Spaltöffnungsapparates trennt, wie ich dargestellt habe, die *Scleranthoideae* von den *Paronychioideae*, *Polycarpoideae* und *Pteranthoideae*.

Im übrigen sind diese Gruppen unter einander so nahe verwandt und diagrammatisch so wenig scharf zu unterscheiden, daß man zweifelhaft sein könnte, ob eine Trennung zweckmäßig ist. Ich glaube, dies ist trotzdem der Fall und zwar halte ich das Vorhandensein oder Fehlen einer Mittelsäule im Ovar für denjenigen Unterschied zwischen den *Paronychioideae* einerseits und den *Polycarpoideae* und *Pteranthoideae* andererseits, welcher bisher vergeblich gesucht oder doch noch nicht scharf hervorgehoben war.

Alle anderen Merkmale zur Unterscheidung dieser natürlichen Untergruppen führen nicht zum Ziel. Die *Polycarpoideae* mit ihrer Mittelsäule im Ovar nähern sich mit diesem Organ den Caryophylleen mit 5kreisigen Blüten; sie entfernen sich von ihnen aber durch die Ausbildung ihres Furchenpollens, während bei den Silenoideen und Alsinoideen, wie es scheint regelmäßig, Porenpollen vorliegt.

Das Merkmal des Furchenpollens, welches allerdings leider nicht völlig konstant ist, nähert die *Polycarpoideae* den niederen Centrospermen-Familien, besonders den *Phytolaccaceae* und *Aizoaceae*.

Ein wesentlicher Unterschied gegenüber diesen wird wieder durch das Fehlen der Raphiden dargestellt, doch sind auch die *Phytolaccaceae*, wie Walter [1]) gezeigt hat, in dieser Beziehung nicht einheitlich, da bei ihnen

1) Walter l. c. p. 64.

neben dem Raphiden führenden Hauptstamm der *Phytolaccaceae* auch andere Gruppen vorkommen, welche der Raphiden entbehren.

Vor allem aber ist auf die Ausbildung der Ovarien das größte Gewicht zu legen, wenn es sich um Gliederung der Centrospermen in natürliche Unterreihen handelt: Die *Phytolaccineae* Englers[1]), nämlich die *Phytolaccaceae*, *Aizoaceae*, *Batidaceae*, *Cynocrambaceae* und *Nyctaginaceae* sind darin gleich, daß bei ihnen sich jedes Karpellblatt schließt und eine gesonderte Höhlung bildet, während bei den *Portulacineae*, *Caryophyllineae* und *Chenopodiineae* Englers, also den Familien *Portulacaceae*, *Basellaceae*; *Caryophyllaceae*; *Amarantaceae*, *Chenopodiaceae* stets eine gemeinsame von mehreren verwachsenen Karpellblättern gebildete Höhlung vorliegt.

Wird dieses ausschlaggebende Moment ins Auge gefaßt, so ist die Trennung der Caryophyllaceen gegenüber den Phytolaccaceen eine scharfe und stets leicht zu bewirkende.

Vorliegende Arbeit wurde unter Anleitung des Herrn Prof. Mez, durch dessen Bemühungen ich das Material zu meinen Untersuchungen erhielt, ausgeführt; es sei mir gestattet, für die ständig mir zuteil gewordene liebenswürdige Anregung und Unterstützung auch an dieser Stelle herzlichst zu danken.

Berichtigung.

Die Figuren der vorliegenden Arbeit mußten nach meinen Vorlagen zur Reproduktion umgezeichnet werden, ohne daß ich krankheitshalber dies überwachen konnte. In Fig. 2 *B* ist das links schräg nach vorn fallende Staminodium als fruchtbares Staubgefäß zu zeichnen; in Fig. 7 *A* muß das links nach vorn fallende Perianthblatt beiderseits decken, das rechts nach vorn fallende einseitig gedeckt sein.

1) Engler, Natürl. Pflanzenfam. Nachtr. (1897) p. 347.

Lebenslauf.

Ich, Hermann Georg Heinrich Lüders, evangelischer Konfession, wurde am 29. März 1883 als Sohn des Königl. Eisenbahnsekretärs Rudolf Lüders und seiner Ehefrau Marie geb. Kupsch zu Halle a. S. geboren. Ich bin preußischer Staatsangehörigkeit. Meinen ersten Unterricht genoß ich auf der Ober-Realschule zu Halle a. S., wo ich Ostern 1902 die Abiturientenprüfung ablegte. Vom Sommersemester 1902 bis Wintersemester 1904/05 habe ich mich an der Universität Halle, im Sommersemester 1905 an der Universität Göttingen und vom Wintersemester 1905/06 ab wieder in Halle dem Studium der Mathematik und Naturwissenschaften gewidmet. Während dieser Zeit hörte ich die Vorlesungen der Herren Professoren und Dozenten:

Berthold, Brandes, Cantor, Coehn, Conrad, Doebner, Dorn, Ehlers, Fries, Grenacher, Grassmann, Husserl, Kötz, Kirchhoff, Klebs, Küster, Lüdecke, Mez, Peter, Riehl, Uphues, Vaihinger, Volhard, Vorländer, Wangerin.

Allen diesen Herren bin ich zu Dank verpflichtet, ganz besonders aber Herrn Prof. Dr. Mez in Halle, welchem ich die Anregung zu meiner Arbeit verdanke.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig